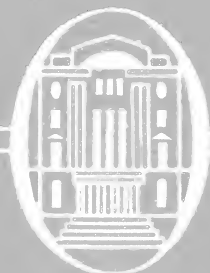
ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 66

1

ЯНВАРЬ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1981

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Н. П. Кизим*, *Л. Я. Комм* и *Т. Г. Эдельман*

Сдано в набор 10.10.80. Подписано к печати 17.12.80. М-21094. Формат бумаги 70×108 1/16.
Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. 9 1/2+4 вкл. (1/2 печ. л.)=
=14 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 15.83. Тираж 2839. Тип. зак. 1855.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение. 199164, Ленинград, В-164,
Менделеевская линия, 1. «Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 66

1

ЯНВАРЬ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1981

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

УДК 582.622.3 : 581.331.2

Л. А. Куприянова

ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ О СЕМЕЙСТВЕ *CHLORANTHACEAE*, ЕГО РОДСТВЕННЫХ СВЯЗЯХ И ИСТОРИИ РАССЕЛЕНИЯ

L. A. KUPRIANOVA. PALYNOLOGICAL DATA ON THE FAMILY *CHLORANTHACEAE*, ITS RELATIONSHIPS AND THE HISTORY OF DISTRIBUTION

Исследована морфология пыльцы сем. *Chloranthaceae* (5 родов и 75 видов) при помощи светового и электронных микроскопов. Даны описания пыльцы таксонов, составлен ключ для определения родов по структуре пыльцевых зерен. Установлены 4 типа и 3 подтипа пыльцы семейства. Обсуждается эволюция пыльцевых зерен в связи с филогенией *Chloranthaceae*. Привлечены данные по пыльце ископаемых представителей семейства.

Хлорантовые — одно из древнейших семейств покрытосемянных растений, представители которого обладают рядом примитивных черт: особенности строения тычинок и плодолистиков, сидячее рыльце, примитивное сосудистое снабжение органов цветка, лишенная сосудов древесина, дистально-апертурная пыльца. Среди первых находок ископаемой пыльцы покрытосемянных известна и пыльца хлорантовых. Современное распространение семейства связано в основном с континентами южного полушария.

Хлорантовые — вечнозеленые небольшие деревья, деревца, кустарники и редко травы, растущие в тропических и субтропических, изредка в бореальных областях. Семейство объединяет всего пять родов: *Ascarina*, *Ascarinopsis*, *Hedyosmum*, *Chloranthus*, *Sarcandra*.

Безлепестные цветки хлорантовых, по-видимому, свидетельствуют о приспособлении растений к опылению ветром, однако они обладают приятным легким запахом, служащим для привлечения насекомых. Пыльцевые зерна хлорантовых имеют типичный энтомофильный облик — заметную сетчатую скульптуру, липкую поверхность экзины с заметными на ней каплями масел. Возможно, что отсутствие явной специализации к определенному типу опыления указывает на древность семейства. Существенные морфологические особенности представителей семейства сведены в таблице.

В филогенетических системах *Chloranthaceae* помещается обычно в начале, в более ранних из них — в группе *Monochlamydeae*, в более поздних — в порядках *Ranales* или *Magnoliales*.

В системе А. Л. Тахтаджяна (1970) сем. *Chloranthaceae* сближается с семействами *Austrobaileyaceae* и *Trimeniaceae*, относящимися к порядку *Laureles*. В системе A. Cronquist (1968) *Chloranthaceae* отнесено к порядку *Piperales* вместе с семействами *Saururaceae*, *Piperaceae* (без *Lactoridaceae*).

Список семейств, с которыми сближали *Chloranthaceae*, обширен, сюда относятся *Monimiaceae*, *Lactoridaceae*, *Lauraceae*, *Platanaceae*, *Myrothamnaceae*, *Menispermaceae*, *Austrobaileyaceae*, *Trimeniaceae*, *Lacistemo-*

Морфологические особенности представителей сем. *Chloranthaceae*

№	Род	Жизненная форма	Наличие околоцветника	Число тычинок	Типы пыльцевых зерен	Древесина	Цветки	Число видов
1	*Ascarina*	Деревья, кустарники	Почти отсутствует	1, 2	1-бороздный	Гетероксильная	Раздельнополые	10
2	*Ascarinopsis*	Деревья	» »	3, 5	»	»	»	1
3	*Hedyosmum*	Деревья, кустарники	Заметный, чашечковидный	1	(3)—5,6 (7)-щелевой	»	»	45
4	*Sarcandra*	Полукустарники	Почти отсутствует	1	Многопоровый	Гомоксильная	Гермафродитные	2, 3
5	*Chloranthus*	Кустарники, травы	Заметный	3	Многопоровый и многобороздный	Гетероксильная и гомоксильная	Раздельнополые и гермафродитные	15

taceae, *Saururaceae*, *Piperaceae*, *Gomortegaceae*, *Myristicaceae*, *Aristolochiaceae* и некоторые другие. Этот список ясно показывает, что установление родственных связей этого семейства — нелегкое дело.

При изучении морфологии пыльцы хлорантовых обращают на себя внимание своеобразное строение пыльцевых зерен и ряд их эволюционных превращений. Разнообразие пыльцы родов семейства группируется в 4 типа; третий тип имеет 3 подтипа.

I тип — Ascarina — дистально-1-бороздный (виды родов *Ascarina*, *Ascarinopsis*).

II тип — Hedyosmum — дистально-(3)—5, 6 (7)-щелевой (все виды *Hedyosmum*).

III тип — Chloranthus — экваториально-щелевой, бороздный и многопоровый.

1 подтип — C. japonicus — экваториально-6—7-щелевой, очертание лопастное.

2 подтип — C. inconspicuus — экваториально-3—6-щелевой, очертание угловатое.

3 подтип — C. brachystachys — многопоровый, очертание округлое.

IV тип Sarcandra — многопоровый, поры закрыты пластинами, скульптура сетчатая, с гребенчатыми стенками (Walker, 1974b).

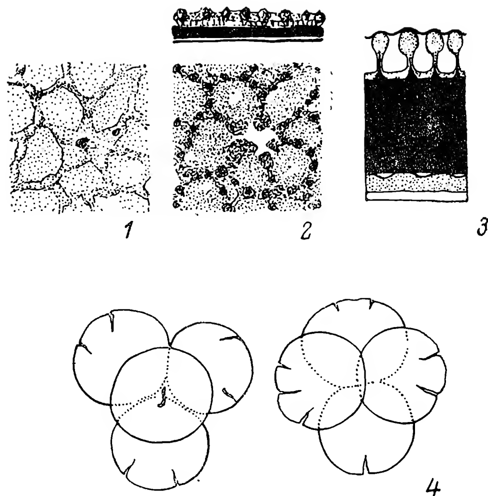
Пыльцу рода *Sarcandra* следует отнести к особому типу на основании субмикроскопического строения экзины. Пыльцевые зерна *Sarcandra* ранее рассматривались как лишенные каких-либо апертур (Swamy, Bailey, 1950; Swamy, 1953; Erdtman, 1952). Безапертурная пыльца и бессосудистая древесина отличали род *Sarcandra* от других хлорантовых, в связи с чем даже возникал вопрос об установлении особого семейства. Позднее было выяснено, что пыльца *Sarcandra* имеет много пор, которые прикрыты несколькими треугольными пластинами (рис. 1, *2*). Самая разнообразная пыльца встречается у рода *Chloranthus*. Некоторые кустарниковые виды *Chloranthus*, так же как и *Sarcandra*, имеют много пор, но строение их иное — они выглядят небольшими, неровно очерченными утончениями экзины. Пыльца травянистых видов значительно отличается. Она характеризуется 6—7-щелевыми, экваториальными бороздами, придающими зернам многолопастной контур. Травянистые виды (*C. japonicus* и *C. fortunei*) некоторые систематики относили к особому роду *Tricerandra* (Gray, 1856), что подтверждается палинологическими данными.

Не решен вопрос и о том, какие типы пыльцы семейства являются более древними и какие производными, молодыми.

Пыльцевые зерна древних покрытосемянных, относимых к «craналиевому комплексу», имеют в основном полярные апертуры, в связи с чем полярные апертуры *Ascarina*, *Ascarinopsis*

Рис. 1. Строение экзины и тетрад пыльцевых зерен *Chloranthaceae*.

Экзина в плане при поднятом (*1*) и опущенном (*2*) тубусе микроскопа; *3* — оптический разрез экзины, *4* — тетраэдрические и перекрестные тетрады.



и *Hedyosmum* можно считать более древними по сравнению с экваториальными и глобальными апертурами *Chloranthus* и *Sarcandra*. Этот вывод подтверждают ранние ископаемые находки пыльцы хлорантовых.

Полярные апертуры *Hedyosmum* относятся к астероидному, (3)—5, 6 (7)-щелевому типу, близкому к 3-щелевому (трихлотомосулькатному). Нужно отметить, что 1-бороздный и 3-щелевой типы весьма близки. Оба типа апертур обнаружены у пыльцы представителей одного и того же семейства: из двудольных, например, у *Cannellaceae*, *Piperaceae*, из однодольных — у пыльца *Liliaceae*, *Amaryllidaceae*, *Araceae*, *Arecaceae*, *Centrolepidaceae* и у некоторых других. Более того, оба типа встречаются у пыльцы одного и того же вида, что можно рассматривать и как проявление диморфизма. Особенно широко это явление замечено из однодольных у пыльцы пальм: *Coccos nucifera*, *Cryosophila nana*, *Syagris flexuosa* и др.; из двудольных — у *Piper majusculum* и *Prosopanche americana* (*Hydnoraceae*). Пока остается неясным, какой из двух вышеназванных типов наиболее древний. Радиальная симметрия рассматривается как исходная по сравнению с билатеральной, поэтому 3-щелевой тип апертур, связанный с ней, также, по-видимому, более древний.

Строение экзины хлорантовых хотя и соответствует наиболее широко распространенному у покрытосемянных колюмеллярному типу, но не лишено своеобразия. Головки колюмелл покрыты тонкой надпокровной мембраной, несущей островатые или притупленные бугорки. Изучение ультратонких срезов показало, что колюмеллы отходят от толстого гомогенного слоя, ниже которого расположен тонкий, плотный, также гомогенный слой, не совсем прилегающий к вышележащему. Между обоими слоями имеются полости различной протяженности (рис. 1, *3*; рис. 2, *2*, *6* — см. вклейку). Эволюция экзины прослеживается в ее постепенном утончении, исчезновении полостей. У древнего рода *Ascarina* экзина толстая, 3.4—4.2 мкм, с полостями, тогда как у пыльцы травянистого *Chloranthus* экзина тонкая, всего лишь 1.7 мкм, полости незаметны.

Родственные связи сем. *Chloranthaceae* все еще остаются не установленными. Возможно, что *Chloranthaceae* — одно из наиболее архаичных семейств, дожившее до настоящего времени. Палинологические данные указывают на близость *Chloranthaceae* и *Myristicaceae*, но последнее семейство более эволюционно подвинутое. Их общие черты можно видеть в полостном строении нэкзины, в колюмеллярной сетчатой сэкзине. Пыльцевые зерна хлорантовых имеют также некоторые общие черты с пыльцой *Saururaceae* и *Piperaceae*. Борозды у пыльцы этих двух семейств покрыты крышечкой с крупнозернистой скульптурой, как и борозды *Ascarina*. Некоторые находки ископаемой пыльцы, определяемой как *Clavatipollenites* — формального рода, сближаемого с *Ascarina*, сходны с пыльцой *Saururaceae*, на что обратила внимание А. Ф. Хлонова (1976). Сем. *Austrobaileyaceae* имеет пыльцу, также несколько напоминающую пыльцу *Chloranthaceae*. Для него характерны пыльцевые зерна без киля, нелодочковидные, с крупнозернистой мембраной борозд (Walker, 1976,

fig. 6(1)), но поверхность экзины иного строения, а размер самих зерен значительно более крупный — достигает 50 мкм.

Поиски родичей *Chloranthaceae* среди покрытосемянных показали, что пыльца древних семейств, имея общие черты с *Chloranthaceae*, стоит с ними на одном эволюционном уровне или выше. Можно предположить, что предки их могли бы быть обнаружены среди голосемянных. Такие поиски уже предпринимались при изучении анатомических структур. Так, например, K. Nakazawa (1956) нашел сходство в васкуляризации органов цветка у *Chloranthus* и *Ginkgo*, но пыльца этих растений, как известно, ничего общего между собой не имеет. Walker (1976) пришел к выводу, что исходные формы для пыльцы некоторых покрытосемянных, в том числе и для *Chloranthaceae*, безапертурные. Действительно, на это указывают характер апертур *Chloranthaceae*, представляющих часто простые погружения экзины и ее разрыхленность (рис. 3, *3*; 4, *6* — см. вклейки), а также отсутствие у них открытых апертурных мембран, характерных для большинства бороздных зерен, и наличие уклоняющихся форм, совсем лишенных борозд (рис. 4, *5*, *6*). Пыльца *Chloranthaceae* могла произойти от безапертурных, не известных нам покрытосемянных или даже от голосемянных.

Палинологические данные об истории происхождения и расселения *Chloranthaceae* все еще недостаточны, но и то, что известно о наиболее ранних их находках, дает основание для некоторых выводов. Первые немногочисленные ископаемые находки пыльцевых зерен покрытосемянных относятся к верхам юры. Среди них есть и пыльца *Clavatipollenites* (Pocock, 1962). Все они еще слабо изучены, и их определения весьма сомнительны. Начиная с верхов нижнего мела, почти повсеместно находят единичные пыльцевые зерна покрытосемянных. Описания этих зерен обычно неточные, а изредка имеющиеся микрофотографии плохие. Определение естественного родства в значительной мере условно. Их относят к семействам *Salicaceae*, *Fagaceae*, *Menispermaceae*, *Platanaceae*, *Ericaceae*. Существенно то, что в более южных районах пыльца покрытосемянных появляется раньше и более разнообразна.

Постепенно выяснилось, что наиболее ранние находки пыльцы покрытосемянных растений происходят из приатлантических областей, эти находки известны из нижнего мела (баррем). Было высказано предположение, что покрытосемянные возникли и быстро эволюционировали в сухих приатлантических областях Южной Америки и Африки (Doyle, 1976 и Brenner, 1976, цит. по: Котова, 1979). Среди первых атлантических находок представлена и пыльца *Chloranthaceae*, фигурирующая под различными названиями формальных родов: *Clavatipollenites*, *Asteropollis*, *Stephanocolpites*, *Longaevipollis* и, возможно, других.

Применение электронных микроскопов СЭМ и ТЭМ внесло значительные изменения в представления о морфологии пыльцы первых покрытосемянных. Даже обычные мелкие, сетчатые, 3-бороздные пыльцевые зерна оказались при больших увеличениях очень разнообразными. В статье J. Doyle и соавторов (1975) опубликованы электронные микрографии пыльцы первых покрытосемянных и среди них однобороздные пыльцевые зерна *Clavatipollenites* cf. *hughesii* из баррема-апта атлантического побережья США. Эта пыльца, особенно при больших увеличениях, обнаруживает поразительное сходство с пыльцой современного рода *Ascarina*. Электронные микрографии пыльцы *Asteropollis asteroides* были впервые изучены при помощи СЭМ и опубликованы В. А. Вахрамеевым и И. З. Котовой (1977) из баррема-апта Забайкалья. Этот род, так же как и *Clavatipollenites*, был широко распространен и в районах Индо-Атлантики. Пыльца *Asteropollis* показывает большое сходство с пыльцой современного рода *Hedyosmum*.

Представители *Chloranthaceae*, возникнув на территориях, прилегающих к Атлантике, уже в среднем мелу заняли огромные пространства на американских континентах, в Африке, Австралии, Европе и Азии.

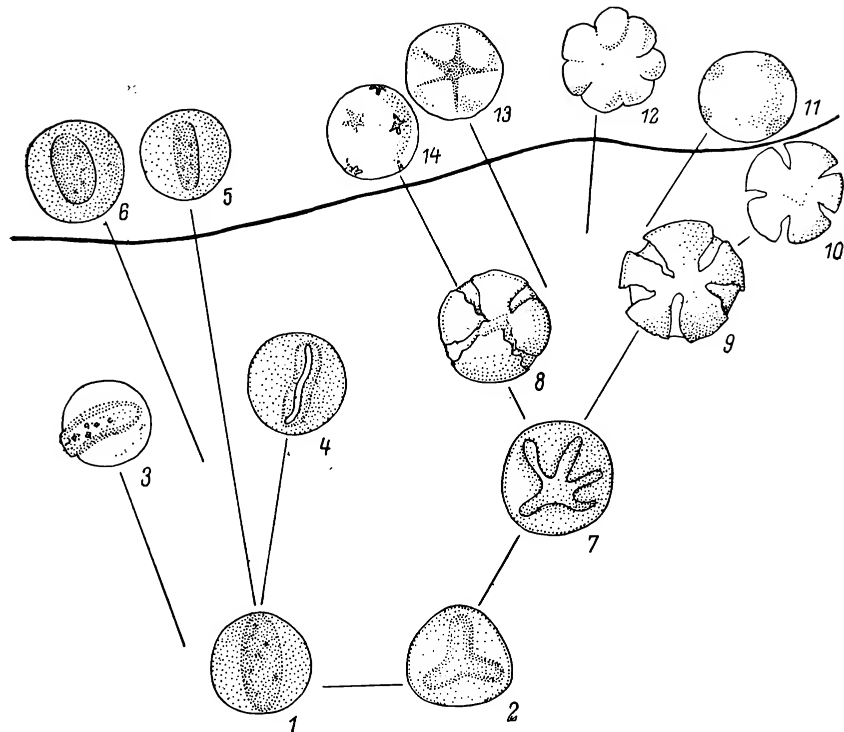


Рис. 5. Схема эволюции пыльцевых зерен *Chloranthaceae*.

1 — *Clavatipollenites hughesii* Couper (1958), верхний велд, Англия; *2* — *Clavatipollenites* sp., «трихотомосулькатные» зерна, Doyle (1969), средний альб, атлантическое побережье США; *3* — *C. incisus* Chlon. (Хлонова, 1976), Западная Сибирь, р. Кия (маастрихт-даат); *4* — *Clavatipollenites* cf. *hughesii* Couper (Doyle et al., 1975), баррем или апт?, атлантическое побережье США; *5* — *Ascarina rubricaulis* Solms; *6* — *Ascarinopsis coursii* Humbert et Cap.; *7* — *Asteropollis asteroides* Hedlund et Norris (1968), средний альб, Оклахома, США; *8* — *A. asteroides* Hedlund et Norris, Котова (1979), баррем-апт?, Забайкалье; *9* — *Stephanocolpites fredericksburgensis* Hedlund et Norris (1968), средний альб, Оклахома, США; *10* — *Longaevipollis sibiricus* Chlon., верхний мел, Западной Сибири; *11* — *Sarcandra glabra* (Thunb.) Nakai; *12* — *Chloranthus japonicus* Siebold; *13* — *Hedyosmum brasiliense* Mart.; *14* — *Chloranthus officinalis* Blume.

Разрыв современного ареала семейства между американской и восточно-азиатской его частями возник в результате геологических событий мелового времени. Как и для многих древних покрытосемянных, местами их консервации стали не только районы Юго-Восточной Азии, но и экваториальная и тропическая области западного полушария.

То, что атлантические, а не тихоокеанские области являлись местом возникновения покрытосемянных растений, не удивительно. Это объясняется тем, что именно Атлантика стала областью геологических преобразований, выразившихся в расколе Африки и Южной Америки, дрейфе этих континентов и вторичном океанообразовании, в то время как Юго-Восточная Азия, прилегающая к Тихому океану, развивалась относительно спокойно (Пущаровский, 1979) и не являлась, видимо, областью зарождения покрытосемянных. Ранняя пыльца покрытосемянных была обнаружена в Юго-Восточной Азии даже позже, чем это отмечено для других районов земного шара (Muller, 1970, 1974, цит. по: Котова, 1979).

На рис. 5 показаны отношения ископаемых пыльцевых зерен, представленных орган-родами *Clavatipollenites*, *Asteropollis*, *Stephanocolpites* и *Longaevipollis* с пятью современными родами семейства.

Сем. *Chloranthaceae* R. Br. ex Lindl.

Пыльцевые зерна одиночные, гетерополярные, изополярные или аполярные, дистально-1-бороздные, дистально-астероидные, экваториально многобороздные, экваториально-многопоровые, глобально-поровые или

безапертурные; сфероидальной и полусфероидальной формы; в очертании с полюса округлые, широкоэллиптические, многолопастные, с экватора округлые, полукруглые; средние или мелкие по размеру. Апертуры всегда закрытые, в виде дистальной погруженной борозды, прикрытые толстой крышечкой, или астероидные, в виде глубокого дистального погружения, с разрыхленной экзиной и отходящими от него радиальными щелями (рис. 3, *1*, *3*) с экваториальными щелевыми бороздами или с закрытыми порами, иногда совсем без апертур. Экзина большей частью толстая, (1.7)2.0—4.2 мкм, колюмеллярная, покрыта перфорированной надпокровной мембраной, головки колюмелл округлые или заостренные, скульптура сетчатая, на надпокровной мембране стенок сетки имеются одно- или двурядные бугорки или гребень, редко поверхность стенок гладкая; колюмеллы отходят от толстого слоя, край которого и колюмеллы имеют светлый контур, в основании его — полостные расщепления, ниже лежит плотный тонкий слой нэкзины и интина (рис. 2, *5*, *6*). Пыльцевые зерна развиваются в тетраэдрических и перекрестных тетрадах (рис. 1, *4*; 6, *12* — см. вклейку).

Небольшое семейство, включающее 5 родов и 75 видов. Вечнозеленые деревья, деревца, кустарники, полукустарники и травы, произрастающие в тропических и субтропических областях южного полушария, лишь немногие представители их заходят в северное полушарие.

В характеристику пыльцы семейства включены данные СМ, СЭМ, ТЭМ.

Ключ

1. Пыльцевые зерна дистально-1-апертурные, полярная ось короче экваториального диаметра. Экзина сетчатая, стенки сетки бугорчатые (СЭМ) . . . . 2.
+ Пыльцевые зерна экваториально-5—7-бороздные, экваториально- или глобально-поровые. Полярная ось равна экваториальному диаметру. Экзина сетчатая, стенки сетки гладкие, бугорчатые или гребенчатые (СЭМ) . . . . 3.
2. Пыльцевые зерна 14—25 (30) мкм в наибольшем экваториальном диаметре, дистально-1-бороздные, 14—25 мкм. . . . . 1. *Ascarina*.
25—30 мкм. . . . . 2. *Ascarinopsis*.
+ Пыльцевые зерна 25.0—50.0 мкм в экваториальном диаметре, астероидно-апертурные, с дистальным погружением, от которого отходят (3) 4—5 (6, 7) щелевидных борозд . . . . 3. *Hedyosmum*.
3. Пыльцевые зерна многопоровые, с порами, прикрытыми фрагментированным оперкулумом, слабо заметные. Экзина толстая, 3.6 мкм. Стенки сетки гребенчатые, мелкозернистые (СЭМ) . . . . 4. *Sarcandra*.
+ Пыльцевые зерна экваториально-щелевидно-бороздные или многопоровые, без оперкулумов. Экзина 1.7—2.5 (3.0) мкм. Стенки сетки гладкие или бугорчатые (СЭМ) . . . . 4.
4. Пыльцевые зерна экваториально-щелевидно-бороздные, в очертании с полюса 6—7-лопастные или 5—6-угловатые . . . . 5.
+ Пыльцевые зерна многопоровые, в полярном положении имеют округлый контур . . . . . 5. *Chloranthus*, *C. brachystachys*, *C. officinalis*.
5. Пыльцевые зерна в очертании 5—7-лопастные, с 6,7 экваториальными, заостренными на концах бороздами. . . . . *C. japonicus*, *C. fortunei*.
+ Пыльцевые зерна в очертании 5—6-угловатые, имеют 5, 6 притупленных на концах экваториальных борозд. *C. inconspicuus*, *C. serratus*.

1. Род *Ascarina* Forst.

Пыльцевые зерна дистально-1-бороздные, мелкие, 14.0—25.0 мкм в наибольшем диаметре. Борозда овальная, продолговато-овальная, иногда отсутствует, слабопогруженная, с неровными, волнистыми краями и с закругленными концами. Экзина толстая, 3.4—4.2 мкм, с сетчатой

скульптурой, колюмеллы с округлыми головками, поверхность стенок сетки с округленными однорядными бугорками (СЭМ). На поверхности имеются наплывы трифины.

Род объединяет около 10 видов вечнозеленых кустарников и небольших деревьев от 3 до 5 м выс., произрастающих на островах Тихого океана — Малезия и Полинезия, Новая Зеландия, Новая Каледония, Филиппины и Борнео. Встречается в горных лесах на высоте до 2000 м над ур. м.

Исследованные виды: *A. lanceolata* и *A. lucida* — (СМ) Erdtman, 1952; (СМ) Cranwell, 1953; *A. lucida* — (СМ) Couper, 1958; (СМ) Агабабян, 1973; (СЭМ) Walker, 1974a; *A. rubricaulis* — (СМ) Kuprianova, 1967; (СЭМ) Walker, 1974b; (СЭМ) Walker, 1976.

Ископаемые находки. Пыльцевые зерна, очень сходные с зернами *Ascarina*, были впервые описаны под названием *Clavatipollenites hughesii* Couper (1958) из нижнемеловых (верхний велд) отложений Англии. На принадлежность пыльцы *C. hughesii* к *Ascarina* указывал первым Купер.

Позднее зерна *Clavatipollenites* находили многие палинологи. Наиболее ранние из них — юрские (Pocock, 1962); они не имеют сходства ни с зернами *Ascarina*, ни с какими-либо другими зернами, относимыми к роду *Clavatipollenites*. Из последних находок особенно выделяются пыльцевые зерна из верхнего мела Западной Сибири (маастрихт-даат), описанные Хлоновой (1976) под названием *C. incisus* Chlon. Они отличаются от *Clavatipollenites* и *Ascarina* гладкий поверхностью экзины, очень тонкими колюмеллами и длинной, грубозернистой бороздой. Своеобразные «трихотомосулькатные» зерна, несомненно имеющие связь с *Chloranthaceae*, были изображены J. Doyle (1969), который обнаружил их в слоях среднего альба США. Также большой интерес представляют ископаемые зерна из баррема или, возможно, апта атлантического побережья США, названные *Clavatipollenites* cf. *hughesii* (Doyle et al., 1975). Последние имеют сходство с зернами, найденными в нижнем и среднем альбе Прикаспия и описанными Котовой (1979) под названием *Clavatipollenites* sp. Все эти и некоторые другие находки *Clavatipollenites* относятся, по-видимому, к предковым формам хлорантовых, многие из них можно отождествить с пыльцой рода *Ascarina*.

Ascarina rubricaulis Solms. (рис. 7, *4—6* — см. вклейку)

Пыльцевые зерна дистально-1-бороздные, слегка сплющенные по полярной оси, с полюса широкоовальные, полярная ось — 20.3—22.9, большой экваториальный диаметр — 21.2 мкм. Борозда неглубоко погруженная, широкоовальная, покрыта толстым оперкулумом с более крупной скульптурой; оперкулум закрывает ее полностью, за исключением очень узкой полоски, окружающей его, края борозды неровные. Экзина 3.4 мкм, в экваториальной зоне значительно утолщена, где достигает 4.2 мкм; колюмеллярный слой почти равен по толщине нижележащим слоям, колюмеллы на тонких ножках, с округлыми головками, равномерно расположенные, при СМ только иногда можно заметить группирование их в рыхлую неясную сеточку, при СЭМ сетка отчетливо выступает, поверхность стенок сетки отчетливо однорядно-округло-бугорчатая.

Исследованные образцы: Nouvelle Calledonie, 1911, Guillaumin.

Распространение. Новая Каледония.

2. Род *Ascarinopsis* Humb. et Cap.

Монотипный род. Вечнозеленые деревца с запахом перца, возможно, ветроопыляемые. Описан из восточной, наиболее древней части о. Мадагаскар, эндемик. Пыльцевые зерна, так же как и древесина, имеют большое сходство с *Ascarina*, отличаясь только бо́льшим размером.

Ascarinopsis coursii Humb. et Cap.
(рис. 8, *10—12* — см. вклейку)

Пыльцевые зерна дистально-1-бороздные, слегка сплющенные по полярной оси, с полюса почти округлые, с экватора плоско-выпуклые, полярная ось — 21.6—26.0, большой экваториальный диаметр — 25.2—30, малый экваториальный диаметр — 27.0 мкм. Борозда овальная, широкоовальная, неглубоко погруженная, покрыта толстым оперкулумом, закрывающим ее полностью. Экзина 2.5 мкм, в экваториальной зоне несколько утолщена, где достигает 4.0 мкм, на проксимальном полюсе наиболее тонкая, около 2.0 мкм, колюмеллярный слой почти равен по толщине нижележащим слоям, край экзины на оптическом разрезе слабоволнистый.

Исследованные образцы: Sylve a lichens dans le Nord-Est de Madagascar, entre 1700 et 1800 m d'altitude (Straka, 1966).

Примечание. Пыльцевые зерна *A. coursii* описаны и изображены в работе H. Straka (1966). Микрофотографии помещены на рис. 8, *10—12*; они воспроизведены с его оригиналов.

3. Род *Hedyosmum* Sw.

Пыльцевые зерна с дистально-астероидными, звездчатыми апертурами, крупные (25.2) 35.0—50.0 мкм, полушаровидные, с сетчатой скульптурой, колюмеллы с округлыми головками, поверхность стенок сетки с островатыми двурядными бугорками (СЭМ) и разбросанными по ней кусочками трифины.

Род включает 45 видов вечнозеленых небольших деревьев или кустарников с приятным запахом, относящихся к 3 подродам, распространенных в тропической и субтропической Америке до Мексики, в горных лесах. Один вид — *H. orientale* — произрастает в Южной Азии. Пыльца производится растениями в большом количестве, не липкая.

Исследованные виды: *H. brasiliense* — (СМ) Erdtman, 1952; *H. arborescens* — (СМ) Kuprianova, 1967; *H. arborescens*, *H. glabratum*, *H. cambalense* — (СМ) Агабабян, 1973; *H. mexicanum* — (СМ и СЭМ) Ludlow-Wiechers, Martinez-Hernandez, 1978; *H. domingense* — (СЭМ) Walker, 1976; *H. mexicanum*, *H. brasiliense*, *H. orientale* — (СЭМ) Walker, 1974a, b.

Ископаемые находки. Пыльцевые зерна ископаемого рода *Asteropollis* Hedlund et Norris (1968) обнаруживают определенное сходство с зернами *Hedyosmum*. Род *Asteropollis* был описан из отложений среднего альба Оклахомы. Пыльцевые зерна *Asteropollis* затем были найдены в среднем и верхнем альбе Западной Канады, в альбе-сеномане Португалии, в верхнем альбе и сеномане Англии, в сеномане Франции, в нижнем альбе, сеномане и туроне Австралии. Как пишут Вахрамеев и Котова (1977), наиболее древнейшими находками этого рода на земном шаре в настоящее время являются находки в Забайкалье и Монголии. Пыльцевые зерна из Забайкалья авторы датировали нижним мелом (баррем-апт). Эти зерна несколько отличаются от типичных зерен вида. Бороздки зерен из Забайкалья более длинные и пересекают экватор, в то время как у типичных не достигают экватора или едва приближаются к нему. Интересно также и то, что пыльцевые зерна из среднего альба Прикаспийской впадины, описанные и изображенные Котовой (1979), имеют особенно большое сходство с зернами из Оклахомы.

В работе R. Hedlund и G. Norris (1968) описан еще один таксон — *Stephanocolpites fredericksburgensis*, пыльцу которого также можно сближать с пыльцой хлорантовых. Характерной особенностью этого вида являются экваториальные бороздки при отсутствии и возможной редукции полярной апертуры. Общий облик зерен — средней между зернами современных родов *Hedyosmum* и *Chloranthus*. На общие черты между

тремя орган-родами — *Clavatipollenites*, *Stephanocolpites* и *Asteropollis* — уже указывали палинологи (Doyle et al., 1975). Еще об одном органроде, сближаемом с хлорантовыми, здесь следует упомянуть — это *Longaevipollis* Chlon., описанный из верхнего мела восточной части Западно-Сибирской низменности. Пыльцевые зерна этого рода были по моей просьбе присланы для изучения. Характерная, колюмеллярная структура эктэкзины, 5 экваториальных борозд и неясное смятие на полюсе навели меня на мысль о сходстве их с пыльцой рода *Hedyosmum* (Kuprianova, 1967).

Hedyosmum arborescens Sw. (рис. 6, *11*, *12*)

Пыльцевые зерна с дистальной, астероидной апертурой, от центрального погружения которой радиально отходят щелевые бороздки в числе 3—5, разной протяженности, доходящие иногда до экватора; в очертании с полюса округлые или слабо 3—5-лопастные; шаровидные или слегка сплющенные, 36.0—47.6 (50) мкм в наибольшем диаметре. Экзина на дистальной стороне тоньше, чем на проксимальной, 2.5—3.6 колюмеллярный слой — 1.7 мкм, равен по толщине нескульптурным слоям, головки колюмелл округлые, равны или несколько превышают тонкие стерженьки, колюмеллы равномерно расположены, при СМ отчетливо выступают проекции головок, при СЭМ видна сетчатая скульптура, поверхность стенок покрыта островатыми бугорками.

Исследованный образец: Cuba, 1859, Wright.

Распространение. Куба, Перу.

Hedyosmum brasiliense Mart.
(рис. 4, *1—5*; рис. 8, *5—7*)

Пыльцевые зерна с дистальной, астероидной апертурой, иногда безапертурные, щелевидные бороздки в числе (3—5) 6 или отсутствуют; полушаровидные, эллипсоидальные, округлые или слабо 5,6-лопастные, (25.2) 28.8—33.0 мкм в экваториальном диаметре, полярная ось — 21.6—25.2 мкм. Экзина на дистальной стороне немного тоньше, чем на проксимальной, 2.2—3.6, колюмеллярный слой — 1.7 мкм, равен по толщине нескульптурным слоям, головки колюмелл округлые, равны стерженькам, проекции головок при СМ мелкопятнистые, иногда сливающиеся, при СЭМ видна плотная сетчатая скульптура с небольшими округлыми, квадратными, реже продолговатыми ячеями, стенки сетки толстые, двурядно-бугорчатые.

Исследованные образцы: Brasilia, Rio de Janeiro, Tijuca, 1915, Hochne; Brasilia, prov. Minas Geraes, 1861, Regnell.

Распространение. Бразилия.

Hedyosmum calloso-serratum Oerst.
(рис. 3, *1—4*; рис. 8, *8*, *9*)

Пыльцевые зерна с дистальной, астероидный апертурой и радиально отходящими от ее краев 4,5-щелевыми, короткими, не доходящими до экватора бороздками, центральная часть с сильно разрыхленной скульптурой; полушаровидные; в очертании с полюса округлые, с экватора часто 3—4-лопастные, почти округлые, разного размера, 21.6—25.7 (32.9—40.5), полярная ось — 21.6—23.4 мкм. Экзина 3.6, колюмеллярный слой — 1.7 мкм, равен по толщине нижележащим слоям, головки колюмелл округлые, мелкие, густо расположенные, при СЭМ видна плотная мелкосетчатая скульптура, ячеи мелкие, разного очертания, стенки толстые, двурядно-бугорчатые, бугорки округленные.

Исследованный образец: Ралаша, 1941, № 284, Allen.

Распространение. Центральная Америка.

Hedyosmum domingense Urb. (рис. 3, *5—7*; рис. 8, *3*, *4*)

Пыльцевые зерна с дистальной, астероидной апертурой и радиально отходящими от ее краев (3) 4,5-щелевыми недлинными бороздками, не доходящими до экватора, иногда зерна безапертурные, в очертании с полюса почти округлые, слаболопастные, с экватора полуокруглые, обычно 3-лопастные; шаровидные или слегка сплющенные, 28.8—30.6(36.8) мкм в экваториальном диаметре, полярная ось — 25.2—30.6 мкм. Экзина 3.6, колюмеллярный слой — 2.0 мкм, равен по толщине нескульптурным слоям, головки колюмелл округлые, равны тонким стерженькам, колюмеллы равномерно расположены на поверхности, при СЭМ видна рыхлая сетчатая скульптура, ячеи сетки крупные, разной величины, в очертании угловатые, извилистые, поверхность стенок с островатыми бугорками, часто расположенными в два ряда.

Исследованный образец: S. Domingo, 1912, Fuertes.

Распространение. Сан-Доминго.

Hedyosmum racemosum D. Don
(рис. 4, *6*; 7, *1—3*; 8, *1*, *2*)

Пыльцевые зерна с дистальной, астероидной апертурой и радиально отходящими от ее краев 4,5 (6)-щелевыми бороздками, не достигающими экватора, иногда безапертурные; в очертании с полюса округлые, округло-четырехугольные или слаболопастные, с экватора почти округлые, с дистальной стороны 2,3-лопастные; шаровидные или сплющенно-шаровидные, 30.6—42.6 мкм в наибольшем диаметре. Экзина 2.5—3.0, колюмеллярный слой 2.0 мкм, головки колюмелл округлые, равны или несколько превышают тонкие стерженьки, равномерно расположенные, при СМ проекции головок отчетливые, округлые, при СЭМ видна рыхлая сетчатая скульптура, стенки сетки извилистые, поверхность стенок покрыта двумя или одним рядом бугорков, ячеи крупные, продолговатые, треугольные или извилистые.

Исследованный образец: Bolivia, Cochabamba, 1930, Steinbach.

Распространение. Перу, Боливия.

4. Род *Sarcandra* Gardn.

Пыльцевые зерна многопоровые, крупные, 28.8—37.8 мкм; шаровидные, с сетчатой скульптурой, имеют некоторое сходство с зернами кустарниковых видов *Chloranthus* (*C. officinalis*, *C. brachystachys*), экзина толстая — 3.6 мкм, колюмеллы заостренные, поверхность стенок имеет посередине продольные гребни, надпокровная мембрана как бы запорошена мелкозернистой скульптурой.

Род содержит два или три вида вечнозеленых кустарников, распространенных в Южной и Восточной Азии.

Пыльцевые зерна *S. irvingbaileyii* Swamy — вида, описанного из Восточной Индии и Шри Ланка, согласно данным P. Nair (1965), очень мелкие, всего 14.0 мкм, однобороздные или однопоровые, с тонкой экзиной (1.0 мкм) и с зернистой скульптурой. Это строение пыльцы не соответствует типу пыльцы рода *Sarcandra*, а имеет большое сходство с пыльцой рода *Ascarina*.

Исследованные виды: *S. glabra* — (СМ) Swamy, Bailey, 1950; Erdtman, 1952; Jkuse, 1956; Huang, 1972; Агабабян, 1973; *S. hainanensis* — (СМ) Erdtman, 1952; (СЭМ) Walker, 1974a, b, *S. irvingbaileyii* — (СМ) Nair, 1965.

Sarcandra glabra (Thunb.) Nakai (рис. 6, *9*, *10*)

Пыльцевые зерна с 5—6 неясно очерченными поровидными апертурами, шаровидные или слегка сплюснутые, (28.8)—32.4—37.8 мкм в наибольшем диаметре, в очертании несколько угловатые. Апертуры

более или менее округлые или слегка продолговатые, слабо погруженные, с неровным трещиноватым краем. Экзина 3.6 мкм, колюмеллярный слой образует крупную сетку; колюмеллы редкие, с крупными, копьевидно заостренными головками, значительно превышающие по длине тонкие ножки, подстилающий слой не виден. Нэкзина значительной толщины, равна колюмеллярному слою, прорезана канальцами, диаметр ячей сетки 2.5—3.4 (5.1) мкм, стенки широкие, покрыты надпокровной мембраной, в центре или у стенок ячей видны просветы канальцев, образующие дополнительный узор.

Исследованный образец: Tonkin, 1940, W. T. Tsang.

Распространение. Южная Индия, Шри Ланка, юг Китая, Япония, о. Тайвань, Филиппинские острова.

5. Род *Chloranthus* Sw.

Пыльцевые зерна 5—7-экваториально-бороздные, поровые или без апертур, средних размеров, 25.2—30.0 мкм в диаметре; шаровидные или 6—7-лопастные. Экзина 1.7—3.0 мкм, с сетчатой скульптурой, колюмеллы с округлыми или несколько приостренными головками, поверхность стенок ячей гладкая или бугорчатая, с однорядными бугорками.

Травянистые многолетники и вечнозеленые кустарники, произрастающие в листопадных широколиственных и вечнозеленых лесах. Около 15 видов, распространенных в СССР (Дальний Восток), Китае, на п-ове Корея, в Японии, Индии, на Филиппинах в Индонезии и Бирме. Наибольшее число видов сосредоточено на юге Китая.

Исследованные виды: *C. inconspicuus* — (СМ) Erdtman, 1952; *C. spicatus* и *C. serratus* — (СМ) Ikuse, 1956; *C. japonicus* — (СМ) Kuprianova, 1967; *C. oldhamii* — (СМ) Huang, 1972; *C. inconspicuus*, *C. japonicus*, *C. brachystachys* — (СМ) Агабабян, 1973; *C. fortunei* (СЭМ) Walker, 1974b; *C. japonicus* — (СЭМ) Walker 1974b.

Chloranthus brachystachys Blume (рис. 6, *6*)

Пыльцевые зерна большей частью без апертур или со слабозаметными порами; шаровидные, слегка сплющенные, наибольший диаметр — 28.8—32.4 мкм; в очертании округлые или слегка угловатые. Экзина толстая, 2.0—2.5 мкм, колюмеллярный слой слегка превышает нескульптурные слои, колюмеллы с крупными головками до 1.0 мкм в диаметре, равными ножками, сетка заметная, ячеи равной величины, 1.7—2.5 мкм в наибольшем диаметре, стенки ячей прерывистые, в ячеях едва заметны просветы внутренних полостей, нескульптурные слои бурые, 1.5 мкм.

Исследованные образцы: Shillong, India, № 38625, C. B. Clarke; Asia, 1885, C. B. Clarke.

Распространение. Восточная Индия, Малайский п-ов, Китай.

Chloranthus japonicus Siebold (рис. 6, *1—3*)

Пыльцевые зерна многобороздные, продолговатые или слегка сплющенные, в очертании 6- или 7-лопастные, 25.5—28.8 (30.0) мкм в наибольшем диаметре. Борозды погруженные, щелевидные, заостренные, в числе 6, 7. Они иногда сливаются концами и образуют кольцевую борозду, края борозд неровные. Экзина 1.7 мкм, колюмеллярный слой превышает по толщине нижележащие слои; скульптура сетчатая, стенки сетки тонкие, колюмеллы в плане слабо или почти незаметные, ячеи продолговатые или равносторонние, 1.5—1.7 мкм в наибольшем диаметре, каждая ячея окружена 5—7 колюмеллами, нескульптурные слои тонкие, около 0.5 мкм.

Исследованные образцы: СССР, Дальний Восток, Супутинский заповедник, 1950, Волкова, Иванина; Буреинские горы, 1858, № 50, Радде; о. Шикотан, 1946, № 15, Воробьев.

Распространение. СССР (Дальний Восток), Китай, п-ов Корея, Япония. В дубовых, реже смешанных лесах. Травянистые многолетники.

Chloranthus officinalis Blume (рис. 6, *4*, *5*)

Пыльцевые зерна большей частью с 5—7 слабозаметными порами, шаровидные или слегка сплющенные, наибольший диаметр — 25.2—27.2 мкм; в очертании почти округлые или слегка угловатые. Поры слабопогруженные, продолговатые или округлые, с разрыхленным слоем экзины, благодаря многим расположенным на них канальцам нэкзина под порами слегка утолщается. Экзина толстая, 2.5—3.0 мкм, колюмеллярный слой равен по толщине нижележащим слоям, колюмеллы с крупными головками, образуют сетку, диаметр ячей 1.7—2.5 мкм, стенки сетки однорядные, сверху покрыты плотной, гладкой надпокровной мембраной, ячеи сетки угловатые, с заметными просветами каналов.

Исследованные образцы: Fisher (culta); Assam, Bashistasram, 1958, № 51970, B. K. Nayren.

Распространение. Китай, Индия, Малайский п-ов, Филиппинские острова.

Приношу благодарность за переданные мне для изучения электронные микрографии срезов пыльцевых зерен хлорантовых M. van Campo, Т. Г. Суровой и Н. Р. Мейер, а также F. A. Stafleu и H. Straka за пыльцевой материал по роду *Ascarinopsis* и видам рода *Hedyosmum*. Благодарю также А. Ф. Хлонову за предоставленную мне возможность ознакомиться с ее ископаемым материалом.

ЛИТЕРАТУРА

Агабабян В. Ш. (1973). Пыльца примитивных покрытосеменных. Ереван. — Вахрамеев В. А., Котова И. З. (1977). Древние покрытосеменные и сопутствующие им растения из нижнемеловых отложений Забайкалья. Палеонтол., ж., 4. — Котова И. З. (1979). Пыльца ранних покрытосеменных из нижнемеловых отложений прикаспийской впадины. Палеонтол. ж., 2. — Кузенева О. И. (1936). *Chloranthaceae*. В кн.: Флора СССР, 5. — (Куприянова Л. А.) Kuprianova L. A. (1967). Palynological data for the history of the *Chloranthaceae*. Pollen et Spores, 9, 1. — Пущаровский Ю. М. (1979). Происхождение Тихого океана. Природа, 8. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. М.; Л. — Тахтаджян А. Л. (1970). Происхождение и расселение цветковых растений. Л. — Хлонова А. Ф. (1974). Палинология меловых отложений Сибири и Дальнего Востока. Тр. Инст. геол. геофиз. СО АН СССР, 96. — Хлонова А. Ф. (1976). Палинологическая характеристика меловых отложений на р. Кие (Западная Сибирь). М. — Couper R. A. (1958). British mesozoic microspores and pollen grains. Palaeontographica, 103, B. — Cranwell L. (1953). New Zealand pollen studies. The *Monocotyledons*. Bul. Auckland Inst. Mus., 3. Cambridge. — Cronquist A. (1968). The evolution and classification of flowering plants. N. Y. — Doyle J. A. (1969). Cretaceous Angiosperm pollen of the Atlantic coastal plain and the evolutionary significance. J. Arn. Arbor., 50, 1. — Doyle J., Van Campo M., Lugardon B. (1975). Observation on exine structure of *Eucommiidites* and lower cretaceous Angiosperm pollen. Pollen et Spores, 17, 3. — Engler A. (1889). *Chloranthaceae*. In: Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 3, 1. Berlin. — Erdtman G. (1952). Pollen morphology and plant taxonomy. *Angiosperms*. Stockholm. — Erdtman G. (1969). Handbook of palynology. Munksgaard. — Gray A. (1856). Account bot. Specimens. In: Perry M. (1857). Exped. Jap., II. — Hedlund R. W., Norris G. (1968). Spores and pollen grains from Fredericksburgian (Albian) Strata, Marshall County, Oklahoma. Pollen et Spores, 10, 1. — Huang T. C. (1972). Pollen flora of Taiwan. Nat. Taiwan Univ. Bot. Depart. Press., 80. — Humbert H., Capuron R. (1955). Decouverte d'une Chloranthaceé à Madagascar: *Ascarinopsis coursii* gen. nov., sp. nov. Comp. Rend. Acad. Sci., Paris, 240. — Ikuse M. (1956). Pollen grains of Japan. Tokyo. — Ludlow-Wiechers B., Martinez-Hernandez E. (1978). Palinologia de la familia *Chloranthaceae* de Veracruz. Biotica, 3 (1). — Mitroiu N. (1970). Etudes morphopolliniques et des aspects embryologiques sur les «Polycarpicae» et Helobiae, avec des considerations phylogenetiques. Bucuresti. — Nair P. K. K. (1965). Pollen morphology of same families of *Monochlamydeae*. Bot. Not. Lund. 118, 3. — Nakazawa K. (1956). The vascular course of *Piperales*. 1. *Chloranthaceae*. Jap. J. Bot., 15, 2. — Pocock S. A. J. (1962). Microfloral analysis and age determination of strata at the jurassic-cretaceous boundary

in the western Canada plains. Palaeontographica, III B, 1—6. — Standley P. C., Steyermark J. A. (1952). *Hedyosmum*. In: Flora of Guatemala, 3. Fieldiana, Bot., 24. — Straka H. (1966). Palynologia Madagassica et Mascarenica *Chloranthaceae*. Pollen et Spores, 8, 2. — Swamy B. G. (1953). The morphology and relationships of the *Chloranthaceae*. J. Arn. Arbor., 34, 4. — Swamy B. G., Bailey S. W. (1950). *Sarcandra*, a vesselles genus of the *Chloranthaceae* J. Arn. Arbor., 31. — Walker J. W. (1974a). Evolution of exine structure in the pollen of primitive Angiosperms. Amer. J. Bot., 61, 9. — Walker J. W. (1974b). Aperture evolution in the pollen of primitive Angiosperms. Amer. J. Bot., 61, 10. — Walker J. W. (1976). Comparative pollen morphology and phylogeny of the Ranalean complex. Origin and early evolution of *Angiosperms*. N. Y. — Walker J. W., Doyle J. A. (1975). The bases of Angiosperm phylogeny: Palynology. Ann. Missouri Bot. Gard., 62, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 23 IV 1980.

SUMMARY

Pollen morphology of the *Chloranthaceae* representatives (5 genera and 75 species) was investigated under TEM and SEM. Descriptions of pollen and key for determination of the genera on the basis of pollen grains structure are given. 4 types and 3 subtypes of pollen are established for the family. Evolution of the structures of pollen grains is discussed in connection with the phylogeny of the family *Chloranthaceae*. Data on fossil pollen of the representatives of the family are considered.

УДК 582.951 : 581.44 : 581.46

И. Б. Сандина

СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПОБЕГА И ЦВЕТКА *SOLANACEAE* С ТОЧКИ ЗРЕНИЯ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ РАБОТЫ АПИКАЛЬНЫХ МЕРИСТЕМ

I. B. SANDINA. STRUCTURAL PECULIARITIES OF SHOOT AND FLOWER OF THE *SOLANACEAE* WITH SPECIAL REFERENCE TO THE REGULARITY OF FUNCTIONING OF THE APICAL MERISTEMS

Обсуждается принцип работы апикальной меристемы побега, который заключается в закономерном отчленении ею сегментов меристематической ткани — сегментарных меристем, идущих на образование метамеров побега. Цикличность отчленения сегментарных меристем находит морфологическое выражение в филлотаксисе побега, а ритмичность и темпы их возникновения определяются величиной пластохрона. Характер распределения меристематической ткани между частями веточно-листового комплекса при их возникновении и скорость развития этих частей закономерно меняются в пределах монокарпического побега, определяя функциональную разнокачественность его частей. Сделана попытка объяснить морфологическую природу частей цветка пасленовых исходя из закономерностей ветвления и характера деятельности апикальных меристем.

Вопросу о морфологической природе частей цветка покрытосемянных посвящено немало исследований, и он остается до сих пор предметом постоянных дискуссий. Исчерпывающие обзоры этой проблемы можно найти в работах A. Arber (1950), Н. В. Первухиной (1957а, б, 1970), А. Л. Тахтаджяна (1959), А. Имса (1964) и др. По мнению большинства морфологов, цветок — это видоизмененный репродуктивный побег, а органы цветка — листоподобные придатки, филломы. По теломной теории, принятой многими ботаниками, листья рассматриваются как производные ветвей, но, как отмечает К. Эсау (1969), вопрос не в том, каким образом лист превратился в орган цветка, а в том, как этот орган развился из системы ветвей.

В настоящей работе сделана попытка показать общность принципа работы апикальной меристемы вегетативного побега и флоральной меристемы, формирующей органы цветка у представителей семейства пасленовых, и гомологичность цветка и репродуктивного монокарпического побега, несмотря на морфологическую и функциональную разнокачественность их частей. Особенности формирования побегов и цветков пасленовых рассмотрены нами на примере представителей родов *Scopolia* Jacq. s. str., *Whitleya* D. Don ex Sweet, *Atropanthe* Pasch.,[1] *Atropa* L. и некоторых других.

Структурные особенности побега у видов рода *Scopolia* Jacq. s. l. в сопоставлении с другими пасленовыми рассмотрены нами ранее (Сандина, 1979). Здесь мы остановимся лишь на общих закономерностях

[1] Надвидовые подразделения рода *Scopolia*, рассматриваемые М. Н. Семеновой (1955) как ряды *Anisodus*, *Intermediae* и *Carniolicae*, выделены нами в три самостоятельных рода — *Whitleya* D. Don ex Sweet (*Anisodus* Link et Otto, nom. invalid.), *Atropanthe* Pasch. и *Scopolia* Jacq. s. str. (Сандина, 1980).

ветвления побегов и на принципе работы апикальной меристемы, которые имеют значение для понимания вопросов, поставленных в настоящей работе.

Структурные особенности побега у представителей сем. *Solanaceae*

Монокарпические побеги у видов родов *Scopolia* s. str., *Whitleya*, *Atropanthe* и *Atropa*, так же как и у многих других пасленовых, условно можно разделить на две части — вегетативную, которую составляет главный побег и его пазушные производные, остающиеся обычно в вегетативном состоянии, и репродуктивную, представляющую собой облиственное малоспециализированное соцветие цимоидного типа (Сандина, 1979). Главная ось монокарпического побега — гипотагма — несет в среднем около 20 очередных листьев, а в верхней части ее образуются цветок и несколько замещающих побегов (рис. 1). Листорасположение гипотагмы приближается к $^2/_5$. Листья верхнего цикла гипотагмы обнаруживают отчетливую тенденцию к мутовчатому сближению. A. Pascher (1960) считает, что такое мутовчатое сближение листьев верхнего цикла является общей чертой репродуктивных побегов пасленовых.

Помимо тенденции к сближению, верхние листья гипотагмы способны к рекаулесценции или так называемому эпифильному сдвигу на пазушную ось. Последнее является одной из характерных особенностей пасленовых и наблюдается также у представителей наиболее близкого к пасленовым сем. *Nolanaceae* (Troll, 1969 : 482). По-видимому, рекаулесцентное смещение листьев на боковую ось унаследовано ими от общих предков и может рассматриваться в качестве анцестрального признака.

Рекаулесценцией (recaulescentia) принято называть разновидность аксиллярного ветвления, при котором происходит сдвиг пазушной почки на принадлежащий ей кроющий лист. Считается, что рекаулесценция происходит в результате раннего конгенитального смещения пазушной почки на соответствующий ей кроющий лист и последующего совместного роста их (Troll, 1964). Однако, как будет показано ниже, у пасленовых смещение листа на боковую ось происходит иначе. Оно наблюдается в репродуктивной области монокарпического побега при формировании так называемых замещающих побегов.[2]

Образование замещающих побегов совпадает с переходом верхушки главного побега из вегетативного состояния в репродуктивное. Замещающих побегов может возникнуть до пяти в соответствии с 5-членным циклом верхних листьев гипотагмы, но часто число их сокращено до двух-трех и даже до одного. С увеличением возраста растений число замещающих побегов I порядка имеет тенденцию к сокращению.

Непосредственные наблюдения за состоянием апекса побега в период формирования соцветия,[3] проведенные нами на разных этапах развития почек возобновления у видов *Scopolia* s. str., *Whitleya*, *Atropanthe* и *Atropa*, показали, что замещающие меристемы формируются за счет верхушечной меристемы путем отчленения от нее широких сегментов меристематической ткани (рис. 2). Обособление замещающих меристем начинается очень рано, когда верхние листья гипотагмы имеют вид небольших примордиев и флоральная меристема еще не полностью отделилась от замещающих. Каждая из замещающих меристем, едва она обнаруживается, оказывается по своему диаметру значительно шире прилегающего к ней листового зачатка. Замещающая меристема благодаря своим крупным размерам сразу переходит к образованию замещающего побега, минуя состояние почки. При по-

---

[2] Замещающими побегами у пасленовых принято называть крупные боковые ветви, образующиеся вблизи терминального цветка и формирующие облиственное соцветие цимоидного типа.

[3] Просмотр и зарисовка препарированных верхушек осуществлялись с помощью микроскопа МБС-1 и рисовального аппарата РА-4.

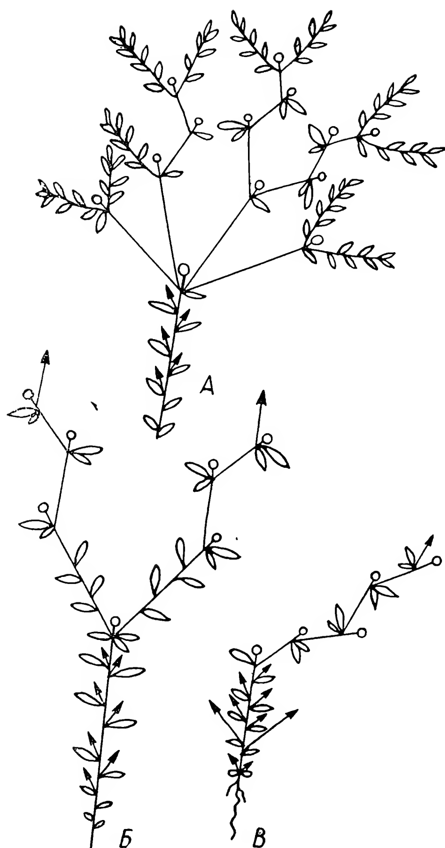


Рис. 1. Схема ветвления репродуктивного побега у представителей *Solanaceae* и *Nolanaceae*.

А — *Whitleya tangutica*, *Б* — *W. stramonifolia*, *В* — *Nolana prostrata* (по: Troll, 1969).

следующем интеркалярном росте этого побега вместе с ним «уносится» вверх и прилегающий к нему лист с его остаточной меристемой, способной к образованию пазушной почки. У *Atropa belladonna* и реже у *Atropanthe sinensis* пазушные почки развиваются в специализированные репродуктивные побеги, а у видов *Scopolia* s. str. и *Whitleya* они, как правило, остаются в заторможенном состоянии.

Следовательно, возникновение внепазушных замещающих побегов в системе монокарпического побега пасленовых не связано со смещением пазушной почки на основание кроющего листа. По-видимому, замещающий побег и прилегающий к нему лист гипотагмы закладываются как единый меристематический комплекс, который затем образует свободные части органов — примордии листа и бокового побега. Дальнейший рост замещающего побега происходит в основном интеркалярно, в результате чего появляются столь характерные для пасленовых внепазушные побеги. Лист главной оси побега оказывается расположенным на боковом замещающем побеге значительно выше (иногда на 20 см и более) того места, где ему надлежало бы быть. Это явление принято относить к разряду «метатопий» (Troll, 1964 : 127) или «гетеротопий» (Sattler, 1975 : 256).

У видов *Scopolia* s. str. и *Whitleya* имеется обратная корреляционная зависимость между числом листьев в верхней мутовке гипотагмы и числом замещающих побегов I порядка. Число листьев мутовки обычно равно пяти минус число замещающих побегов I порядка. Пятичленная мутовка листьев под цветком I порядка присутствует лишь в том случае, когда замещающие побеги не образуются и цветок оказывается единственным на побеге. При образовании же соцветия пентахазиального типа все листья мутовки оказываются «унесенными».

Особенности работы апикальной меристемы побега

Для того чтобы показать общность принципа работы верхушечной меристемы при формировании вегетативной и репродуктивной сфер побега и характер различий между пазушными меристемами вегетативного побега и замещающими меристемами в области соцветия, нам представляется целесообразным введение понятия «сегментарная меристема». Этим термином мы будем называть сегменты меристематической ткани, последовательно отчленяемые верхушечной меристемой в процессе формирования побега. Каждая сегментарная меристема, отчленяемая апексом, очень рано детерминируется на два физиологически разнокачественных участка — филломогенную зону, формирующую листовой примордий, и кауломогенную зону, или меристематический очаг, способный дать одну или несколько

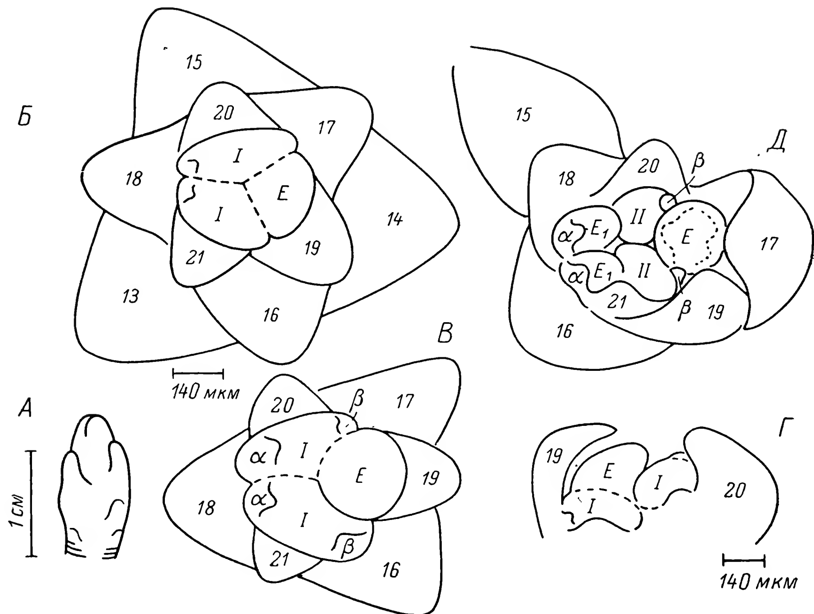


Рис. 2. Начальные стадии формирования соцветия в почке возобновления *Whitleya stramonifolia*.

А — общий вид почки возобновления; *Б* — схема листорасположения и разделения апекса на три сегмента; *В* — апекс почки в период обособления флоральной и двух замещающих меристем I порядка; *Г* — то же, вид сбоку; *Д* — то же на более поздней стадии. *13—21* — порядковые номера листовых зачатков, отражающие последовательность их формирования; *E*, E_1 — флоральные меристемы I и II порядков; *I* и *II* — замещающие меристемы I и II порядков; α и β — зачатки предлистьев, формируемых замещающей меристемой I порядка.

новых точек роста. Последние являются дочерними по отношению к материнской меристеме и в процессе своей деятельности формируют боковые побеги. Цикличность отчленения сегментарных меристем находит морфологическое выражение в филлотаксисе побега, а ритмичность и темпы их возникновения определяются величиной пластохрона.

Сегментарные меристемы, отчленяемые вегетативным апексом, идут на образование метамеров главной оси побега, формируя веточно-листовые комплексы. При этом обычно бо́льшая часть сегментарной меристемы идет на образование листового примордия или филлома,[4] т. е. является филломогенной, и лишь незначительная часть ее — так называемая остаточная меристема — расходуется на образование почки, т. е. функционирует как очаговая меристема.

Характер распределения меристематической ткани между филломогенной и кауломогенной зонами и относительные темпы дифференциации их производных закономерно изменяются в пределах одного репродуктивного побега, что обеспечивает функциональную разнокачественность его частей.

И. Г. Серебряков (1952) рассматривает кроющий лист и пазушную почку как единый аксиллярный морфобиологический комплекс, отдельные элементы которого в процессе развития непосредственно влияют друг на друга. Эта тесная связь объясняется прежде всего структурными связями в узле между листом и почкой (Кондратьева-Мельвиль, 1956). При этом, как показали исследования В. К. Василевской (1957), большое значение имеет время заложения пазушной почки. Если почка начинает закладываться в тот момент, когда листовой зачаток находится на стадии формирования

[4] Термины «филлом» и «каулом» приняты классической концепцией побега для обозначения листоподобных и стеблеподобных структур (Sattler, 1974a). В настоящей работе термин «каулом» понимается шире, поскольку кауломогенная меристема способна к формированию новых побегов, а не только стеблей.

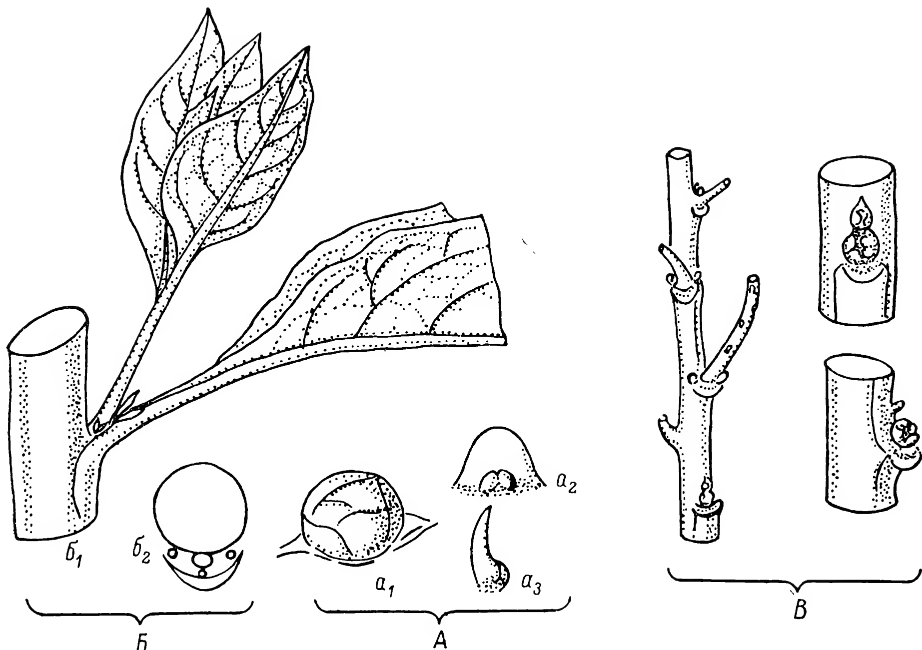


Рис. 3. Положение пазушных почек при формировании побега.

А, *Б* — *Whitleya tangutica*; *В* — *Lycium halimifolium* (по: Hegi, 1927). $а_1$ — общий вид почки возобновления; $а_2$ — кроющая чешуя с пазушной почкой в ее основании; $а_3$ — то же, вид сбоку; $б_1$ — часть главной оси побега с дополнительными пазушными почками; $б_2$ — схема расположения пазушных почек.

листовой пластинки и уже имеет первичные элементы проводящей системы, то лист будет тормозить дальнейшее развитие почки; если же почка закладывается раньше, т. е. когда лист находится еще на стадии недифференцированного примордия, то ее рост будет подавлять рост листа.

У видов родов *Scopolia*, *Whitleya*, *Atropanthe* и *Atropa* пазушные почки нижних листьев занимают обычно боковое положение, размещаясь на адаксиальной стороне кроющего листа, в его основании (рис. 3, *А*). В пазухе одного листа могут образоваться не одна, а несколько почек. Это часто наблюдается у *Whitleya tangutica*, *Lycium halimifolium* (рис. 3, *Б*, *В*), *Lycopersicon esculentum* и других пасленовых. У видов рода *Whitleya*, как правило, из нескольких пазушных почек в дальнейшем получает развитие лишь одна, средняя по положению, а остальные остаются в «заторможенном» состоянии. Иногда они совсем не образуются. Возникновение лишь одной пазушной почки, по-видимому, следует рассматривать как результат редукции точек роста. Следовательно, у пасленовых сегментарные меристемы, отчленяемые вегетативным апексом, помимо листа, образуют одну или несколько дочерних меристем — новых точек роста, степень и темпы развития которых зависят от места положения их на побеге.

В пределах одного репродуктивного побега наблюдается значительная функциональная и морфологическая разнокачественность его боковых производных. Учитывая разнокачественность репродуктивного побега, W. Troll (1964) подразделяет его на две области — вегетативную и область соцветия, а вегетативную область делит на зоны возобновления (инновации), торможения и обогащения. Все эти зоны достаточно четко выражены у побегов изученных нами видов. С увеличением возраста растений наблюдается расширение зоны торможения за счет сокращения зоны обогащения.

Следует отметить общие закономерности изменения степени и сроков реализации производных сегментарных меристем у изученных нами видов. Степень развития листа меняется в акропетальной последовательности в пределах гипотагмы от катафиллов (чешуевидных листьев со слабо раз-

витой проводящей системой) к крупным фотосинтезирующим листьям. В этом же направлении меняются степень и сроки реализации пазушных почек. Почки зоны возобновления реализуются в следующем вегетационном периоде, полностью повторяя путь развития исходного материнского побега; почки зоны торможения чаще всего не получают развития и отмирают вместе с материнским побегом; почки зоны обогащения повторяют путь развития материнского побега в этом же году, но обычно в сокращенном варианте, чаще они остаются в вегетативном состоянии, реже переходят к формированию цветка.

При переходе апекса побега в репродуктивное состояние (переходный период) сегментарные меристемы также идут на образование веточно-листовых комплексов, формируя ветви соцветия. Однако бо́льшая часть сегментарной меристемы в этом случае идет уже не на образование листа, а превращается в замещающую меристему. Последняя имеет ортотропное положение и по своему диаметру значительно превышает основание листового примордия (своего кроющего листа), в результате этого последующее развитие их происходит совместно. У одних пасленовых, в том числе у изученных нами видов, кроющий лист замещающего побега в последующем достигает крупных размеров и сохраняет за собой функцию фотосинтеза, у других, например у представителей родов *Physochlaina* и *Solanum*, листья в области соцветия значительно редуцированы, в результате чего появляются более специализированные соцветия с мелкими листьями или безлистные.[5]

Деятельность замещающих меристем, так же как и пазушных, начинается с формирования двух примордиев — зачатков предлистьев, возникающих последовательно и расположенных трансверсально по отношению к кроющему листу. В отличие от пазушных меристем зачатки предлистьев появляются на значительном расстоянии друг от друга и от центра замещающей меристемы. Еще одной особенностью замещающих меристем является исключительно быстрый темп их образования: они возникают почти одновременно, что можно объяснить лишь сокращением пластохрона при переходе апекса из вегетативного состояния в репродуктивное.

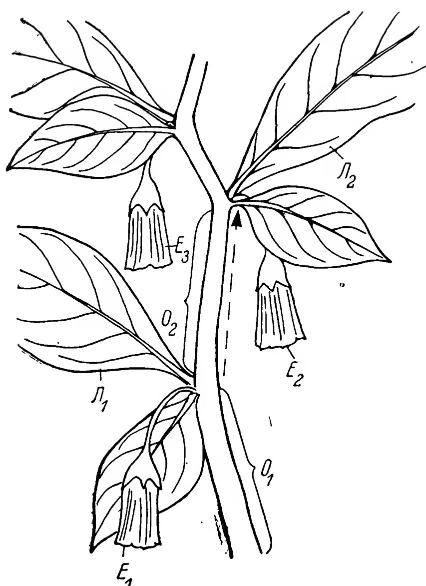
Каждый из замещающих побегов повторяет путь развития главного побега, но в сокращенном виде. Наиболее полное повторение наблюдается у молодых экземпляров, цветущих впервые, у которых замещающие побеги I порядка, кроме двух предлистьев, образуют до 5—7 (иногда и более) листовых членов, а затем уже переходят к формированию замещающих меристем следующего порядка и соответствующей флоральной меристемы. В верхних ярусах репродуктивного побега у изучаемых нами видов нарастание цимоидного соцветия происходит по типу монохазия (рис. 4). Каждая из замещающих меристем в этом случае образует лишь два предлиста, после чего формирует одну замещающую и одну флоральную меристему.

Флоральная меристема и ее производные

Меристема, формирующая цветок, по способу своего возникновения сходна с одной из замещающих меристем, чаще всего она не является строго терминальной по своему положению, а несколько смещена вбок, это особенно заметно, когда замещающие меристемы образуются в числе двух. При монохазиальном нарастании соцветия цветок оказывается смещенным к пазухе меньшего из парных листьев и, несмотря на свое анаксиллярное происхождение, топографически выглядит пазушным.

Флоральная меристема у изученных нами представителей пасленовых не является пазушной, она возникает в виде единого меристематического примордия, на котором последовательно образуются части цветка. Однако допуская гомологичность цветка одному из замещающих побегов, можно предположить, что крупный листовидный зубец чашечки, наиболее отчет-

[5] По терминологии Troll (1964), фрондулезные и афрондозные соцветия.



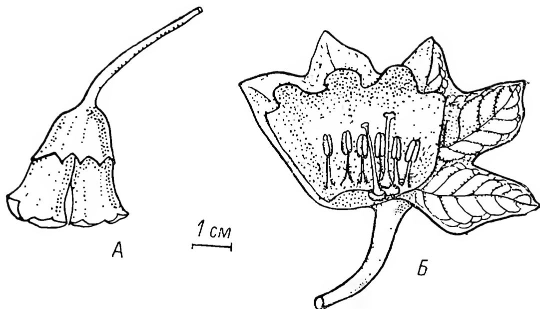


Рис. 5. Примеры тератологических цветков.

А — сдвоенные цветки *Scopolia caucasica*, имеющие общую чашечку; *Б* — цветок *Whitleya tangutica* с 6-членным андроцеем и двумя пестиками.

←Рис. 4. Расположение листьев и цветков на репродуктивном побеге *Scopolia tubiflora* при нарастании соцветия по типу монохазия.

O_1, O_2 — замещающие оси I и II порядков; $Л_1$, $Л_2$ — соответствующие им кроющие листья. *Штриховой линией* показан путь совместного роста оси и кроющего листа. E_1—E_3 — цветки I—III порядков.

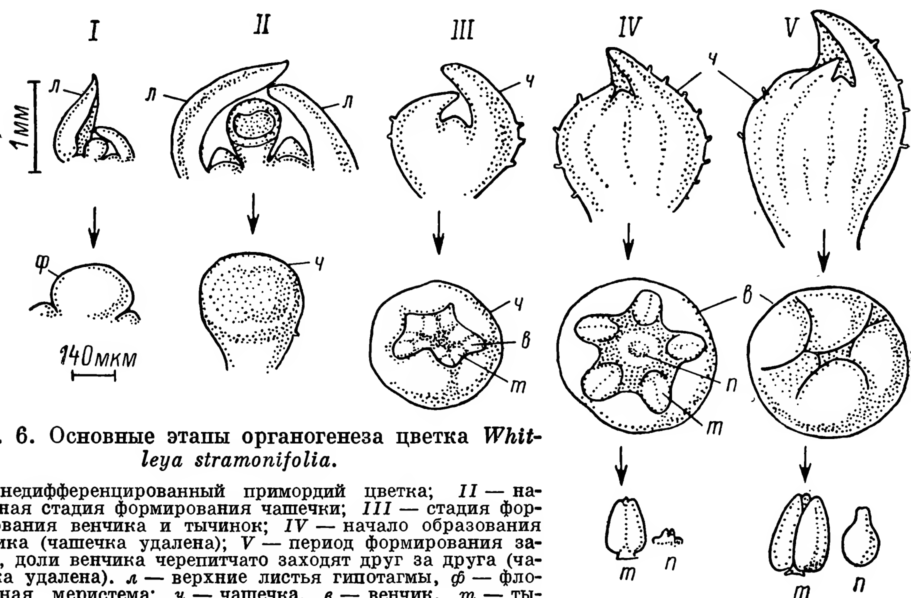


Рис. 6. Основные этапы органогенеза цветка *Whitleya stramonifolia*.

I — недифференцированный примордий цветка; *II* — начальная стадия формирования чашечки; *III* — стадия формирования венчика и тычинок; *IV* — начало образования пестика (чашечка удалена); *V* — период формирования завязи, доли венчика черепитчато заходят друг за друга (чашечка удалена). *л* — верхние листья гипотагмы, *ф* — флоральная меристема; *ч* — чашечка, *в* — венчик, *т* — тычинки, *п* — пестик.

ливо выраженный у цветков *Whitleya tangutica*, гомологичен кроющему листу замещающего побега, «унесенному» вверх и включенному в состав чашечки. Положение этого зубца чашечки по отношению к листорасположению гипотагмы не противоречит этому предположению.

У видов родов *Scopolia* и *Whitleya* довольно часто наблюдаются случаи образования на верхушке побега двух цветков, расположенных в непосредственной близости друг от друга и часто в той или иной степени сросшихся (рис. 5). По-видимому, на верхушке побега могут возникнуть две или даже несколько флоральных меристем, а факты срастания свидетельствуют, что дифференциация органов цветка началась прежде, чем произошло полное обособление этих меристем друг от друга.[6]

[6] Аналогичные случаи фасциированных цветков в литературе описаны как примеры тератологических отклонений (Федоров, 1954).

Формирование частей цветка флоральной меристемой происходит в такой последовательности: прежде всего закладывается чашечка в виде меристематического кольцевого валика вокруг уплощенного конуса нарастания. На валике сначала возникает зачаток одного чашелистика, абаксиальная сторона которого растет интенсивнее, чем адаксиальная, в результате чего примордий чашелистика прикрывает собой конус нарастания (рис. 6). Последовательно возникают примордии остальных чашелистиков; постепенно смыкаясь, они образуют полость, внутри которой происходит формирование остальных органов цветка. Вслед за свободными зубцами в результате интеркалярного роста основания чашечки образуется ее цилиндрическая часть.

Примордии лепестков и тычинок появляются почти одновременно или с очень коротким пластохроном [7] еще до смыкания зубцов чашечки. Весь зачаток цветка к этому времени у видов рода *Whitleya* — около 1 мм в диаметре и столько же в высоту. Примордии тычинок первоначально имеют пластинчатую форму и более крупные размеры по сравнению с примордиями лепестков. Зачатки венчика возникают в виде 5 отдельных примордиев, чередующихся с примордиями тычинок. Цилиндрическая часть венчика образуется позднее в результате интеркалярного роста его основания. По мере роста свободные доли венчика расширяются и смыкаются, черепитчато заходя друг за друга (у видов рода *Whitleya*) и образуя еще одну замкнутую «камеру», внутри которой продолжается формирование тычинок и гинецея (рис. 6, *V*).

К моменту смыкания венчика весь бутон имеет около 3 мм длины, тычинки находятся на стадии дифференциации пыльников, а в центре цветка появляются зачатки гинецея. Последний первоначально обнаруживается в виде едва заметного кольцевого валика, а затем приобретает вид небольшого конусовидного образования, состоящего из двух сближенных, но не сросшихся примордиев. Позднее в результате вставочного роста основания гинецея возникает завязь, а свободные части гинециальных примордиев образуют рыльце почковидной формы с бороздой, разделяющей его на две короткие доли. Вытягивание столбика и тычиночных нитей происходит за счет деятельности интеркалярных меристем и приурочено к самым поздним стадиям формирования цветка. Своей максимальной длины тычиночные нити достигают уже в открытом цветке к моменту созревания пыльников.

Строение цветка и его интерпретация

Цветок у видов *Whitleya* и *Scopolia*, так же как у других пасленовых, гетерохламидный,[8] т. е. его околоцветник представлен чашечкой и венчиком. Чашечка спайнолистная, колокольчатой или воронковидной формы, с 5(6—9) зубцами; венчик спайнолепестный, колокольчатой, трубчато-воронковидной или кувшиновидной формы, по краю 5 (4—8)-лопастной (виды *Whitleya* и *Atropanthe*) или короткозубчатый (*Scopolia* s. str.). Андроцей состоит из 5 (4—8) тычинок, чередующихся с долями венчика и прикрепленных к трубке; пыльники лартрозные. Семяпочки многочисленные.

Формула цветка

$$K_{(5)\,[4-9]}[C_{(5)\,[4-8]}\,A_{(5)\,[4-8]}]\underline{G}_{(2)\,[3-4]}O\infty.$$

Диаграмма цветка представлена на рис. 7.

Флоральная меристема, несмотря на ее своеобразие, по принципу работы, по-видимому, сходна с апикальной меристемой побега, т. е. отчленяет боковые сегментарные меристемы, представленные двумя физиологически разнокачественными зонами — филломогенной и кауломогенной, которые

[7] Аналогичные сведения имеются для цветков *Solanum dulcamara*. Возникновение примордиев лепестков и тычинок у этого вида происходит с минутным пластохроном, т. е. почти одновременно (Sattler, 1973).

[8] Термин из работы Engler, Diels (1936).

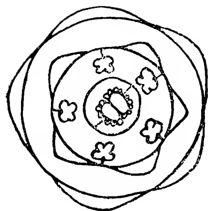


Рис. 7. Диаграмма цветка видов *Scopolia*, *Whitleya*, *Atropanthe*.

и формируют органы цветка. Флоральная меристема, как и замещающая, повторяет путь развития исходной материнской меристемы, но, находясь в репродуктивном состоянии, проходит этот путь в еще более сжатой форме. Гомологичность чашечки цветка пасленовых вегетативным листьям побегов обычно не вызывает сомнения, особенно очевидна она у видов рода *Whitleya* и у *Atropa belladonna*. Их крупные листовидные чашечки продолжают рост и после оплодотворения цветка, они увеличиваются в размерах и остаются зелеными до полного созревания семян. Определение фотосинтеза в зеленых чашечках цветка и плода *Whitleya tangutica* показало, что чашечка по итенсивности фотосинтеза не уступает листьям. Кроме того, в основании чашечки у видов рода *Whitleya* часто можно обнаружить зачатки пазушных почек.

Применяя к флоральной меристеме принцип работы апикальной меристемы и учитывая положение тычинок относительно долей венчика и их тесную связь, считаем возможным гомологизировать венчик с верхним циклом листьев гипотагмы; тычинки, по-видимому, можно рассматривать как продукт деятельности их кауломогенных зон, т. е. примыкающих к ним замещающих меристем. На рис. 8, *А* схематически показано взаимное положение 5-членного цикла сегментарных меристем, формирующих венчико-тычиночный комплекс. Филломогенные зоны этих меристем заштрихованы, а кауломогенные очаги обозначены цифрой *I*. Последние, подобно замещающим меристемам, начинают свою деятельность с формирования филломов α и β, гомологичных предлистьям [9] (рис. 8, *б*). Филломы, возникающие по краям соседних меристем I порядка, обозначенные на рис. 8 цифрой *I*, располагаются парами, чередуясь с примордиями лепестков. Тесное соседство парных филломов, продуцируемых смежными меристемами, могло привести к срастанию их дорсальных сторон, в результате чего, вероятно, и возникла стерильная часть тычинки — связник. Допуская образование филломов α и β, мы должны допустить и активизацию их кауломогенных очагов (рис. 8, *в*), которые при апикальном росте примордия связника могли принять боковую ориентацию (рис. 8, *д—ж*). При этом в результате неотенически сжатого развития и неполного обособления филломогенных и кауломогенных зон возникает единый примордий — «проандрий», который затем превращается в тычинку. Каждая из очаговых меристем II порядка, по-видимому, продуцирует по два филлома α_1 и β_1, образующих наружные стенки пыльников, а активизация их кауломогенных зон (меристем III порядка) приводит уже к формированию гнезд каждого пыльника (рис. 8, *г*, *ж*). Меристематическая ткань пыльцевых гнезд дифференцируется в спорогенную ткань пыльников.

Наши предположения о характере формирования андроцея пасленовых, основанные на применении к нему принципа сегментации меристем, в то же время подтверждаются анатомическими и морфологическими особенностями тычинки, а именно наличием двойных пучков в основании тычинки и строением связника, дистальная часть которого на верхушке часто раздвоена.

Таким образом, весь венчико-тычиночный комплекс цветка пасленовых, с нашей точки зрения, гомологичен системе замещающих ветвей цимоидного соцветия пентахазиального типа, у которого филломогенные меристематические зоны в результате своей объединенной деятельности образуют спайнолепестный венчик, а производные кауломогенных очагов путем фасциации и последующего сжатого ветвления формируют тычинки. Но, допуская этот путь возникновения венчико-тычиночного комплекса, необходимо подчеркнуть, что и венчик, и тычинки по своеобразию морфо-

---

[9] Предлистья считаются наиболее древними образованиями побега (Grassl, 1967; Цвелев, 1975); они выполняют роль своеобразного знака, указывающего на начало нового побега.

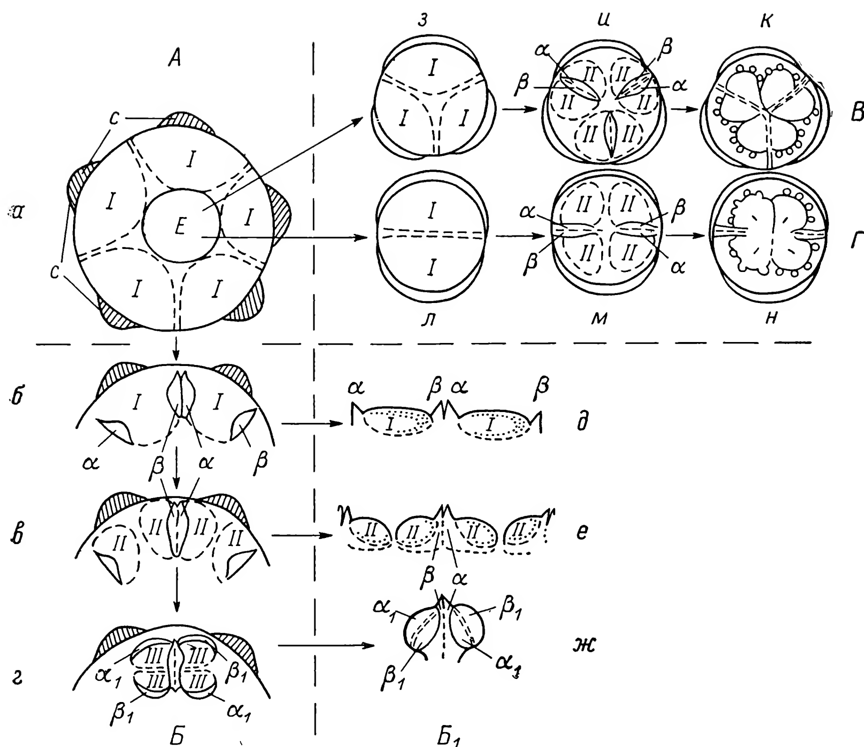


Рис. 8. Предполагаемая схема формирования тычинок и пестика в цветке пасленовых, основанная на принципе работы замещающих меристем.

А (*а*) — взаимное положение сегментарных меристем, формирующих венчико-тычиночный комплекс и гинециальной меристемы; *Б* (*б—г*) — последовательные этапы формирования тычинки; $Б_1$ (*д—ж*) — то же, вид сбоку; *В* (*з—к*) — последовательные этапы формирования гнезд и плацент в случае 3-гнездной завязи; *Г* (*л—н*) — то же в случае 2-гнездной завязи. *I*, *II*, *III* — замещающие меристемы соответствующего порядка; *Е* — гинециальная меристема; α и β, α_1 и β_1 — филломы, формируемые меристемами I и II порядков; с — филломогенные зоны сегментарных меристем, формирующие венчик.

генеза и выполняемых ими функций являются качественно новыми, специализированными органами в системе репродуктивного побега.

Если и далее следовать по этому пути, отождествляя органы цветка с системой репродуктивных побегов, считая, что каждая из дочерних меристем стремится повторить путь, пройденный исходной материнской меристемой, но повторяет его ускоренными темпами и в чрезвычайно сжатой форме, то гинецей цветка логично гомологизировать с последней по времени возникновения сегментарной меристемой апекса, а именно — с флоральной меристемой. Мы полагаем, что гинециальная меристема должна рассматриваться как дочерняя по отношению к флоральной меристеме [10] и как внучатая — к исходной апикальной меристеме побега. В этом случае покровы гинецея, по-видимому, гомологичны стерильным покровам цветка: нектароносное кольцо, окружающее гинецей, — чашечке цветка, стенки завязи вместе с рыльцем и пестиком — венчику, а женские репродуктивные органы гинецея (плаценты и семяпочки) — мужским репродуктивным органам — тычинкам.[11]

Морфогенез частей цветка пасленовых не противоречит высказанным здесь предположениям. Как указывалось выше, чашечка цветка на ран-

[10] У *Whitleya tangutica* встречаются цветки с 2 и 3 пестиками (рис. 5, *Б*). По-видимому, гинециальных меристем, как и флоральных, может возникнуть несколько.

[11] Аргументом в пользу гомологичности мужских и женских органов цветка могут быть случаи образования семяпочек на тычинках у *Nicotiana*, *Solanum tuberosum* и других растений (Krishnamurty, Rao, 1960; Sirohi et al., 1964, и др.). Тычиночные семяпочки отличаются от пестичных лишь отсутствием интегумента (Pullo, Slusarkiewicz, 1975).

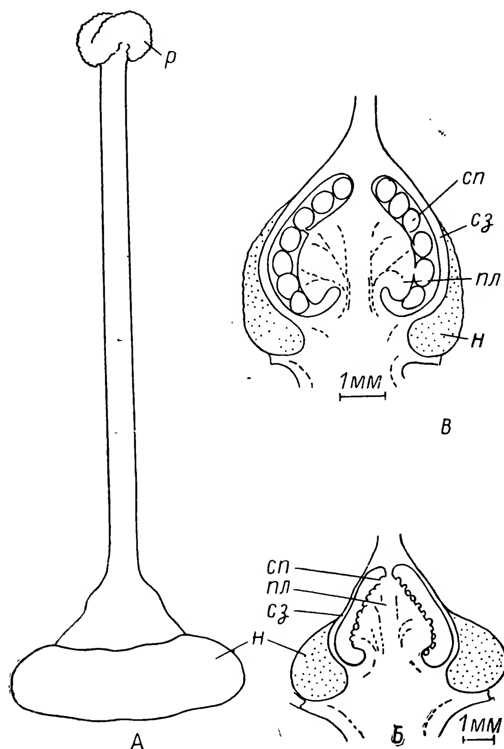


Рис. 9. Внешний вид пестика и продольный разрез через завязь в плоскости, перпендикулярной перегородке.

А, *Б* — *Whitleya stramonifolia*; *В* — *Scopolia tubiflora*. *н* — нектарник, *р* — рыльце, *сз* — стенка завязи, *сп* — семяпочки, *пл* — плацента.

них стадиях морфогенеза имеет вид меристематического кольцевидного валика (рис. 6, *II*), на котором затем последовательно возникают свободные части чашелистиков. Предполагая гомологичность нектарника чашечке цветка, мы имеем в виду не вполне сформированную чашечку, а ее наиболее ранние стадии развития, соответствующие стадии кольцевидного валика. В результате неотении такой валик, остановившийся в развитии, превращается в зрелую структуру, взявшую на себя функцию нектарника. Нектарник у изученных нами представителей сем. пасленовых лишен проводящей системы, что вполне соответствует неотеническому характеру его возникновения. Наиболее крупные нектарники характерны для видов рода *Whitleya*, у которых нектарник часто имеет 5 слегка приподнятых участков. По-видимому, стадия зрелого нектарника соответствует начальной стадии возникновения зубцов чашечки. Еще более отчетливо 5-зубчатая форма нектарника выражена у некоторых южноамериканских пасленовых (Miers, 1846, табл. 22).[12]

Меристематический валик, формирующий чашечку, возникает, вероятно, в результате сокращения пластохрона при образовании цикла соответствующих сегментарных меристем. Почти одновременное возникновение серии сегментарных меристем должно привести к слиянию их в единое меристематическое кольцо. В результате последующего интеркалярного роста общего меристематического основания возникает цилиндрическая часть чашечки, называемая трубкой. Спайнолистность чашечки в данном случае правильнее рассматривать не как результат «конгенитального срастания» чашелистиков,[13] а как следствие объединения и совместной деятельности 5-членного цикла сегментарных меристем, формирующих ее. Чашечка возникает за счет активности филломогенных зон данных меристем, в то время как кауломогенные очаги их остаются в заторможенном состоянии и только в некоторых случаях образуют зачатки пазушных почек.

Таким же образом, по-видимому, образуется спайнолепестный венчик пасленовых. В отличие от чашечки, гомологичной производным вегетативного апекса, венчико-тычиночный комплекс мог возникнуть подобно ветвям соцветия за счет работы замещающих меристем. Одновременность воз-

[12] В связи с обсуждаемым здесь вопросом об относительной самостоятельности гинециальной меристемы интересно отметить, что у некоторых примитивных цветковых, например у *Eupomatia*, покровы цветка были расположены между андроцеем и гинецеем (Первухина, 1979 : 26).

[13] Весьма обстоятельная критика теории «конгенитального срастания» дана в работах R. Sattler (1974a, b).

никновения примордиев венчика и тычинок, их взаимное расположение и тесная связь, — все это согласуется с нашим представлением о гомологичности венчико-тычиночного комплекса цимоидному соцветию пентахазиального типа.

Стенки завязи по аналогии со спайнолепестным венчиком могли возникнуть в результате синхронной деятельности филломогенных зон сегментарных меристем, формирующих гинецей, и у пасленовых по существу являются стерильными покровами (рис. 8, *В*, *Г*; рис. 9). Кауломогенные зоны *I* этих меристем (рис. 8, *з*, *л*) должны начать свою деятельность с образования двух трансверсально расположенных филломов α и β (рис. 8, *и*, *м*). Кауломогенные зоны *II*, прилегающие к филломам α и β, формируют плаценты; так возникают «двойные» плаценты, столь характерные для пасленовых. При апикальном росте перегородок вместе с ними «увлекаются» вверх и плаценты, принимая боковое положение. Перегородки и плаценты при разрастании смыкаются в центре завязи, образуя так называемую центрально-угловую плацентацию (рис. 8, *к*, *н*). Однако апикальные части плацент у изученных нами видов остаются обычно свободными.

Многочисленные семяпочки, возникающие на плацентах, представляют собой, по-видимому, новое поколение меристем, которое отличается от предыдущего еще более неотенически сжатым развитием и созреванием и призвано осуществить качественно новую — репродуктивную — функцию.

Следовательно, гинецей, образно говоря, можно рассматривать как цветок в цветке или может быть точнее женский цветок в мужском соцветии. Что же представляет собой в таком случае семяпочка? Может быть, это гинецей в гинецее? Тогда покровы семяпочки должны быть гомологичны покровам завязи.

Предполагаемая здесь гомология в происхождении частей репродуктивного побега и цветка ни в коей мере не означает морфологической и функциональной тождественности этих органов. Общий принцип работы исходной апикальной меристемы и дочерних очаговых меристем [14] в то же время создает предпосылки для физиологической и функциональной разнокачественности их производных. Цикличность работы апикальной меристемы, физиологическая разнокачественность отчленяемых ею сегментарных меристем, детерминированная зональность их, физиологические изменения в апексе, связанные с переходом его из вегетативного состояния в репродуктивное, неоднократное обновление апикальных меристем, — все это обеспечивает исключительное разнообразие производных сегментарных меристем.

По-видимому, весь репродуктивный монокарпический побег пасленовых, включая и цветок, можно рассматривать как наглядный пример «ярусной неотении» растительного организма.[15] Цветок пасленовых представляется нам как довольно сложная структура, состоящая из системы неотенически преобразованных репродуктивных побегов.

Близкая точка зрения на цветок высказывалась сторонниками гонофильной теории (Nozeran, 1955; Melville, 1962, 1963). По поводу этой теории К. Эсау (1969:469) пишет: «Если части цветка в конечном счете развились из систем ветвей, то цветок представляет собой сжатое и сильно видоизмененное соцветие, и, употребляя термин «цветок», мы охватываем все репродуктивные структуры покрытосемянных, находящиеся на различных стадиях сжатия».

С нашей точки зрения, цветок пасленовых представляет собой результат сжатия и неотенического преобразования всего репродуктивного побега, а не только соцветия. Более того, мы считаем, что в образовании цветка

---

[14] Каждая из дочерних меристем является апикальной по отношению к тем боковым органам, которые она формирует, а следовательно, и по принципу своей работы должна быть аналогична апикальной меристеме.

[15] Термин «ярусная неотения» был предложен Тахтаджяном (1943).

могло участвовать несколько последовательных поколений репродуктивных побегов. Если, например, весь монокарпический побег, включая вегетативную сферу и соцветие (без терминального цветка), принять условно за репродуктивный побег I генерации, то покровы цветка вместе с чашечкой и венчико-тычиночным комплексом можно рассматривать как неотенически видоизмененный репродуктивный побег II генерации, в котором вегетативная сфера представлена чашечкой, а соцветие преобразовано в венчико-тычиночный комплекс. Гинецей цветка можно представить как еще более сжатый репродуктивный побег III генерации, в котором вегетативная сфера представлена нектароносным валиком, а репродуктивная — завязью и плацентами. И наконец, семяпочки, по-видимому, можно рассматривать как предельно сжатые побеги IV генерации. Такое подразделение цветка пасленовых на несколько генераций неотенически преобразованных репродуктивных побегов в настоящее время является чисто условным, но у далеких, предковых форм оно могло быть выражено более отчетливо.

Предлагаемая автором интерпретация цветка пасленовых как результата прогрессирующих неотенических преобразований многоярусной ветвящейся системы побегового тела растения вполне согласуется с развиваемой Тахтаджяном (1954, 1970) гипотезой неотенического происхождения покрытосемянных. Конкретные же пути становления цветка и степень его неотенических преобразований в разных филах, по-видимому, могли быть различными. Об этом свидетельствует исключительное многообразие цветковых растений, не только ныне живущих, но и ископаемых.

Принцип работы апикальной меристемы, по мнению автора, состоит в закономерном отчленении ею сегментов меристематической ткани — сегментарных меристем, каждая из которых рано детерминируется на два физиологически разнокачественных участка — филломогенную зону, идущую на формирование листового примордия, и кауломогенный меристематический очаг, способный дать одну или несколько новых точек роста.

Соотношение объемов филломогенной и кауломогенной зон сегментарных меристем и относительные темпы дифференциации их производных закономерно изменяются в пределах одного побега, что обеспечивает функциональную разнокачественность его частей. У пасленовых при переходе апекса побега из вегетативного состояния в репродуктивное происходят следующие изменения в характере возникновения сегментарных меристем и их производных: 1) увеличивается объем кауломогенного меристематического очага при сохранении или уменьшении объема филломогенной зоны; 2) наблюдаются более ранняя активизация и более быстрые темпы развития кауломогенных производных (в области соцветия замещающие меристемы формируют побеги, минуя состояние почки); 3) происходит сокращение пластохрона при возникновении веточно-листовых комплексов в области соцветия, что приводит к почти одновременному, синхронному их возникновению.

Любая из дочерних меристем независимо от ее положения на материнском побеге по принципу своей работы аналогична апикальной меристеме и способна полностью или в сокращенном варианте повторить путь развития материнского побега. Темпы развития и степень реализации этих возможностей определяются местом положения меристемы в пределах материнского побега.

Цветок пасленовых рассматривается как сложная система неотенически преобразованных репродуктивных побегов, представляющая собой пример прогрессирующей ярусной неотении. Распространение на флоральную меристему принципа работы апикальной меристемы позволило наметить ряд гомологий в происхождении частей цветка и репродуктивного побега.

ЛИТЕРАТУРА

Василевская В. К. (1957). Особенности ветвления хлопчатника предельного и непредельного типа. Тр. Инст. земледелия АН ТССР, 1. — Имс А. Д. (1964). Морфология цветковых растений. М., Мир. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1956). О строении проводящей системы стебля травянистых двудольных. Бот. ж., 41, 9. — Первухина Н. В. (1957а). Стробильная теория происхождения цветка и ее критика. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 7, Морфология и анатомия растений, 4. — Первухина Н. В. (1957б). Роль теломной теории в развитии взглядов на цветок покрытосемянных. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 7, Морфология и анатомия растений, 4. — Первухина Н. В. (1970). Проблемы морфологии и биологии цветка. Л., Наука. — Первухина Н. В. (1979). Околоцветник покрытосемянных. Л., Наука. — Сандина И. Б. (1979). Структурные особенности побега у видов *Scopolia* Jacq. (*Solanaceae*). Бот. ж., 64, 6. — Сандина И. Б. (1980). Критический анализ рода *Scopolia* Jacq. (*Solanaceae*). Бот. ж., 65, 4. — Семенова М. Н. (1955). Скополия и ее народнохозяйственное значение. Автореф. канд. дис. Л. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. М., Советская наука. — Тахтаджян А. Л. (1943). Соотношение онтогенеза и филогенеза у высших растений. Науч. тр. Ереван. гос. унив., 22. — Тахтаджян А. Л. (1954). Вопросы эволюционной морфологии растений. Л., Изд. ЛГУ. — (Тахтаджян А. Л.) Takhtajan A. (1959). Die Evolution der Angiospermen. Jena, Fisher. — Тахтаджян А. Л. (1970). Происхождение и расселение цветковых растений. Л., Наука. — Федоров Ал. А. (1954). О связи и взаимозависимости некоторых аномальных структур у растений (на примере *Campanula medium* L.). Бот. ж., 39, 4. — Цвелев Н. Н. (1975). О природе частей зародыша злаков в связи с происхождением односемядольности. Бюл. МОИП, отд. биол., 80, 3. — Эсау К. (1969). Анатомия растений. М., Мир. — Arber A. (1950). The natural philosophy of plant form. Cambridge, Univ. press. — Engler A., Diels L. (1936). Syllabus der Pflanzenfamilien, Aufl. 11, 4, 2. Berlin, Borntraeger. — Grassl C. O. (1967). Phylogenetic concepts and the archetype of the Magnoliophytes. Taxon, 16. — Hegi G. (1927). Illustrierte Flora von Mittel-Europa, 5, 4. München, Lehmann. — Krishnamurty K. V., Rao K. A. (1960). A note on the ovule development in carpeloid stamens of a *Nicotiana* hybrid. Curr. Sci., 29. — Melville R. (1962). A new theory of the angiosperm flower. I. Gynoecium. Kew Bul., 16. — Melville R. (1963). A new theory of the angiosperm flower. II. The androecium. Kew Bul., 17. — Miers J. (1846). Illustrations of South American plants, 1. London—Paris, Baillière. — Nozeran R. (1955). Contribution a l'étude de quelques structures florales (essai de morphologie comparée). Ann. Sci. Nat. Bot., sér. 11, 16. — Pascher A. (1960). Zur Morphologie und Biologie einiger Blutenstände (Solanaceen). Flora, 148. — Pullo E., Slusarkiewicz A. (1975). Development of ovules on the stamens in flowers of *Solanum tuberosum* variety Flisak. Acta Soc. Bot. Polon., 44, 4. — Sattler R. (1973). Organogenesis of flowers: a photographic Text-Atlas. Toronto. Buffalo. — Sattler R. (1974a). A new conception of the shoot of higher plants. J. Theor. Biol., 47, 2. — Sattler R. (1974b). A new approach to gynoecial morphology. Phytomorphology, 24, 1—2. — Sattler R. (1975). Organverschiebungen und Heterotopien bei Blutenpflanzen. Bot. Jahrb., 95, 2. — Sirohi S. S., Kishore H., Khanna M. L. (1964). Ovule development in carpelloid stamens of *Solanum tuberosum* L. Experientia, 20. — Troll W. (1964). Die Infloreszenzen, 1. Jena, Fischer. — Troll W. (1969). Die Infloreszenzen. 2, 1. Jena, Fischer.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 4 II 1980.

SUMMARY

The working principle of the apical meristem, in author's opinion, lies in regular disconnection of segments of the meristem tissue — the segmentary meristems, which form the metamers of a shoot. Each of the segmentary meristems is determined as phyllomogeneous and caulomogeneous zones. The first one forms the leaf primordium, the second one forms one or more new buds.

The dimensions of the phyllomogeneous and caulomogeneous zones of the segmentary meristems and rates of differentiation of their derivatives change regularity in acropetal direction, which defines the functional difference of qualities of the shoot parts. When apex of the *Solanaceae* shoot transfers from vegetative to reproductive state, the following changes in segmentary meristems occur: the volume of the caulomogeneous zone encreases,

its earlier activation takes place, the rates of the development of its derivatives encrease, the plastochron shortens. Due to this the branch and leaf complexes appear in the inflorescence area almost simaltaneously.

The principle of the development of daughter meristems is analogous to that of the initial apical meristem; they are able to repeat completely or partially the way of the development of the maternal shoot. The rates of the development and the degree of realization of these potentialities are determined by the position of a meristem within the limits of the maternal shoot.

The flower of the *Solanaceae* is regarded as a complex system of neoteniously modified reproductive shoots, as an example of progressing layer neotenia.

A number of homologies in the origin of the parts of the flower and the reproductive shoot have been found.

УДК 582.29 (571.651)

М. П. Андреев

ЛИШАЙНИКИ РОДОВ *CLADINA* И *CLADONIA* АНЮЙСКОГО НАГОРЬЯ

M. P. ANDREEV. LICHENS OF THE GENERA *CLADINA* AND *CLADONIA* FROM THE ANYUI-PLATEAU

Методом конкретных флор изучена лихенофлора Анюйского нагорья. Составлен список лишайников родов *Cladina* и *Cladonia*, насчитывающий 47 видов. 12 из них являются новыми для Чукотки. При сравнении видового состава кладоний Анюйского нагорья и некоторых территорий севера Голарктики наибольшее сходство выявилось с районами, расположенными на границе лесной и тундровой зон. Анализ конкретных флор по географическим элементам и типам ареалов показал преобладание во всех флорах мультирегиональных и циркумполярных видов кладоний. Для всех кладоний определялся показатель верности Гуддола той или иной конкретной флоре. Все конкретные флоры сравнивались между собой по коэффициентам сходства, после чего была проведена ординация.

Как считают многие исследователи, в связи с общей обедненностью северных флор представляет интерес соотношение в них многовидовых и маловидовых групп. По мнению Б. А. Юрцева (1968), многовидовые роды могут стать предметом специального анализа по разным показателям.

В настоящей работе мы попытались провести многосторонний анализ группы лишайников, занимающих одно из первых мест в лихенофлоре Анюйского нагорья по числу видов. Нам представилось интересным выяснить роль кладоний во флорах, расположенных на стыке лесной и тундровой зон, где они играют важную фитоценотическую роль, доминируя во многих лесных и тундровых сообществах. Следует отметить при этом, что русское название «кладонии» мы применяем как для обозначения лишайников рода *Cladonia*, так и рода *Cladina*.

В 1977—1978 гг. мы изучали флору лишайников северной части Анюйского нагорья, расположенного между р. Колымой и Чаунской губой, а на юге ограниченного р. Большой Анюй. Этот район, административно подчиненный Чукотскому автономному округу, называют Западной Чукоткой, тогда как под собственно Чукоткой обычно понимают территории, лежащие к востоку и юго-востоку от Чаунской губы и занятые Чукотским нагорьем. Анюйское нагорье образовано системой хребтов и сильно расчлененных среднегорных пространств, в которых отсутствует линейная ориентировка (Шило, 1970). В северной части нагорья, где проводились исследования, большие площади занимают среднегорья с отдельными массивами высотой более 1500 м над ур. м. Для района характерно широкое распространение разломов и гранитоидных интрузий. В северной части наблюдаются выходы известняков раннекарбонового времени. На большей части нагорья климат суровый, резко континентальный, арктический с очень морозной зимой, а у побережья Восточно-Сибирского моря — умеренно континентальный и морской арктический. Годовая сумма осадков около 200—300 мм, из них примерно $^1/_3$ выпадает в виде снега, который сдувается с безлесных вершин и накапливается

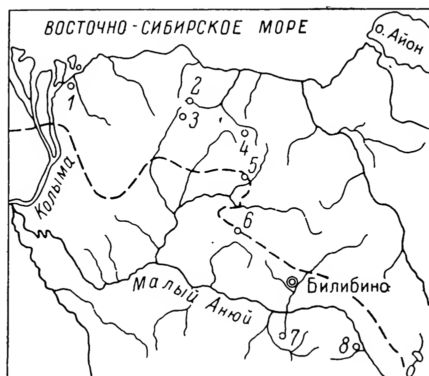


Рис. 1. Карта района исследований.

Штриховой линией обозначена северная граница леса. Конкретные флоры: *1* — устье р. Сухарной, *2* — истоки и верховья р. Канеливеем, *3* — истоки р. Лёльвыргыргын, *4* — каньон р. Кытеп-Гуйтеньрывеем, *5* — среднее течение р. Люпвеем, *6* — окрестности горы Раздельной, *7* — гора Эломбал, *8* — нижнее течение р. Тавремлян.

в долинах и распадках. Снежный покров сохраняется 240—250 дней в году. Средние температуры воздуха в январе от —32 до —36°, в июле — от 6 до 12° С (Клюкин, 1970). В системе ботанико-географического районирования Анюйское нагорье находится в пределах полос гипоарктических тундр и гипоарктической тайги (Юрцев, 1974).

При сборе материала мы применяли метод конкретных флор (Толмачев, 1970). Были обследованы 8 конкретных флор лишайников следующих пунктов (рис. 1).

1. Устье р. Сухарной.[1] Равнинная тундра на правом коренном берегу в дельте р. Колымы, где ощущается влияние холодного Восточно-Сибирского моря. На пологих невысоких холмах — кочкарная пушицевая тундра. В широкой пойме р. Сухарной — заросли ивняков высотой до 1.5 м. Много топяных болот. В оврагах — нивальные луговины. На обрывистом, сложенном кристаллическими сланцами берегу р. Колымы часты осыпи. Большие площади занимают низкие заливаемые острова.

2. Истоки и верховья р. Канеливеем. Невысокие горы в северной части Анюйского нагорья, где еще заметно влияние моря, выражающееся в частых туманах. На пологих шлейфах — осоково-разнотравно-кустарничковые и мохово-лишайниково-кустарничковые тундры. Речные долины в истоках заболочены, а ниже по течению встречаются редкие заросли ивняков. На горных склонах — кустарничковые и лишайниковые горные тундры, а на вершинах — крупноглыбистые развалы и останцы с эпилитными лишайниками.

3. Истоки р. Лёльвыргыргын. Район, по природным условиям сходный с предыдущим. Однако здесь значительно слабее ощущается влияние моря, так как, находясь за водоразделом в бассейне р. Малый Анюй, он прикрыт с севера горами.

4. Каньон р. Кытеп-Гуйтеньрывеем. Равнинная тундра в северной части Анюйского нагорья. Р. Кытеп-Гуйтеньрывеем, берущая начало в невысоких горах с останцами, на равнине врезается в залегающую здесь сланцево-карбонатную толщу и образует большой каньон, достигающий в некоторых местах глубины 100—150 м. Крутые склоны каньона изобилуют сланцевыми осыпями и отвесными скалами с эпилитнолишайниковыми сообществами. На дне каньона — заросли ивняков 1.5—2 м высоты. Пологие основания склонов заняты мохово-лишайниково-кустарничковыми и осоково-разнотравно-кустарничковыми тундрами. В районе представлен широкий спектр горных пород от кислых до щелочных, есть выходы известняков.

5. Среднее течение р. Люпвеем. Обширные выходы известняков и гранитные интрузии у северного предела леса. В узких укрытых долинах по берегам рек и у подножий гор встречаются лиственничники, которые выше по склону сменяются зарослями кедрового стланика, лишайниковыми и кустарничково-лишайниковыми тундрами (на гранитах) или дриадовыми и осочково-разнотравно-дриадовыми тундрами (на известняках). В пойме реки — обширные заросли ивняков высотой до 1 м и зарастающие осоками и разнотравьем галечники. Болот мало.

[1] Далее в тексте конкретные флоры будут упоминаться под теми же номерами.

6. Окрестности горы Раздельной. Окруженный среднегорьями и широкими долинами большой гранитный массив на границе лесной зоны. Речные долины, вершины и пологие склоны невысоких гор заросли лиственничными лесами. В долинах большие площади занимают также осоково-пушицевые кочкарные тундры, болота и ивняки. Для плоских горных вершин и склонов характерны лишайниковые и лишайниково-кустарничковые тундры, которые дальше к северу встречаются и на равнине. В горах большие пространства занимают крупноглыбистые гранитные развалы с эпилитными лишайниками. Кое-где на склонах встречаются заросли кедрового стланика.

7. Гора Эломбал. Гора высотой 1056 м над ур. м. на левобережье р. Малый Анюй. На склонах — горные лишайниковые лиственничники, сменяющиеся на высотах около 500 м над ур. м. зарослями кедрового стланика, а еще выше — горными тундрами. Крупноглыбистые развалы от вершины до границы лесного пояса заняты эпилитнолишайниковыми сообществами. Снизу по распадкам поднимаются равнинные лиственничные леса.

8. Нижнее течение р. Тавремлян. Широкая долина р. Малый Анюй покрыта заболоченными лиственничниками, чозениевыми рощами, зарослями ив. Большие площади занимают болота. Лиственница высоко поднимается по склонам соседних Чуванских гор, образуя леса с доминированием кустарничков и лишайников. Такие же лиственничники встречаются в долине на невысоких увалах ледникового происхождения. В горах развит пояс кедровых стлаников. Выше него — горные тундры с обширными крупноглыбистыми развалами и сланцевыми осыпями.

Если флора высших растений Западной Чукотки исследована довольно хорошо (Юрцев и др., 1975), то лишайники ранее здесь практически не изучались. В литературе для Анюйского нагорья приводятся только 4 вида кладоний (Локинская, 1970), собранных в окрестностях пос. Билибино. Общий список видов *Cladonia* и *Cladina* для всей Чукотки, где ранее были обследованы лишь несколько пунктов на восточном побережье (Савич, Еленкин, 1950), а сейчас достаточно хорошо изучена флора большого района в основании Чукотского п-ова (Макарова, 1979), насчитывал до настоящего времени 35 видов.

При обработке 750 образцов из района Анюйского нагорья нами были определены 4 вида лишайников рода *Cladina* и 43 вида рода *Cladonia* (табл. 1). Из 12 видов, являющихся новыми для Чукотки, шесть (*Cladonia bacillaris*, *C. bacilliformis*, *C. botrytes*, *C. coniocraea*, *C. digitata*, *C. rei*) широко распространены по всей лесной зоне СССР, поэтому нахождение их в прианюйской тайге не явилось неожиданностью. Зато находки некоторых других видов можно считать интересными в ботанико-географическом отношении. Анюйские местонахождения *Cladonia alaskana* позволяют значительно сократить разрыв между нижнеенисейской, североамериканской и японской частями ареала этого вида. Для *C. alinii*, описанной из Приморского края (Трасс, 1978), это вторая находка. *C. grayi* — довольно редкий вид, встречающийся в Европе, Азии и Северной Америке, а в СССР — в европейской части и на Камчатке. *Cladonia maxima* — также довольно редкий вид, известный с Северо-Запада европейской части СССР, Приморья, притихоокеанской части Магаданской обл. и из Японии. У *C. norrlinii* ареал более широкий, почти циркумполярный, но в пределах ареала вид встречается очень редко. *C. pseudostellata* — северо-притихоокеанский лишайник (Магаданская обл,. Чукотка, Аляска, Япония), видимо, достаточно широко распространенный на Северо-Востоке СССР, но из-за небольших морфологических отличий от *C. uncialis*, наверное, принимался исследователями за последний. Для *C. pseudostellata* — это самое северное и самое континентальное местонахождение. Все образцы определялись в лаборатории лихенологии и бриологии Отдела низших растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР и хранятся в Гербарии отдела.

ТАБЛИЦА 1

Список видов *Cladina* и *Cladonia* Анюйского нагорья с максимальными значениями коэффициента Гуддола

Вид	Конкретные флоры (см. рис. 1)								Географический элемент и тип ареала	Субстрат	Тип местообитания
	1	2	3	4	5	6	7	8			
Cladina arbuscula (Wallr.) Hale et W. Culb.	*	4.26	1.78	1.13	4.56	6.69	7.33	5.25	эг, цп	П	ЛТВБ
C. mitis (Sandst.) Hale et W. Culb.	—	—	—	—	—	*	1.38	—	» »	»	Л
C. rangiferina (L.) Harm.	3.35	1.14	*	2.13	4.56	7.33	15.67	4.88	мр, цп	»	ЛТВБ
C. stellaris (Opiz) Brodo	—	—	—	—	*	1.56	0.52	0.92	бор, цп	»	ЛВ
Cladonia acuminata (Ach.) Norrl.	+	—	—	—	—	—	—	—	гам, цп	М	Т
C. alaskana Evans	0.45	3.28	*	5.25	3.55	7.33	3.17	4.88	бор, аб	ПМ	ЛТВ
C. alinii Trass	—	—	—	—	—	—	+	—	аа, вс?	П	Б
C. amaurocraea (Flk.) Schaer.	1.90	1.14	*	0.56	1.27	3.55	1.78	2.57	гам, цп	ПГ	ЛТВБ
C. bacillaris (Ach.) Nyl.	—	—	—	—	1.34	*	2.57	3.00	бор, цп	Г	Л
C. bacilliformis (Nyl.) Vain.	—	—	—	—	—	*	0.19	—	» »	»	»
C. botrytes (Hagen) Willd.	—	—	—	—	*	0.28	4.88	0.28	» »	»	»
C. cariosa (Ach.) Spreng.	—	—	—	—	—	—	—	+	мр, цп	М	»
C. carneola (Fr.) Fr.	—	0.86	—	—	—	*	—	—	бор, цп	Г	Т
C. cenotea (Ach.) Schaer.	1.70	*	—	—	2.85	0.08	5.25	3.35	эг, цп	ГП	ЛТБ
C. chlorophaea (Flk.) Spreng.	5.30	1.58	1.43	*	4.26	1.33	3.00	4.88	мр, цп	МГ	ЛТВБ
C. coccifera (L.) Willd.	0.05	2.12	1.52	1.63	0.98	3.62	*	0.25	» »	»	»
C. coniocraea (Flk.) Spreng.	0.60	—	—	—	*	—	—	1.56	» »	ПГ	ЛТ
C. cornuta (L.) Hoffm.	6.00	0.03	0.94	*	1.63	2.57	8.09	10.10	» »	»	ЛТБ
C. crispata (Ach.) Flot.	*	—	—	—	—	0.59	—	—	» »	»	Т
C. cyanipes (Sommerf.) Nyl.	0.35	*	0.85	1.94	—	0.08	4.00	3.35	гам, цп	Г	ЛТБ
C. deformis (L.) Hoffm.	—	—	—	—	0.04	*	1.00	0.67	мр, цп	ПГ	ЛТВБ
C. digitata (L.) Hoffm.	—	—	—	—	*	—	—	1.56	» »	Г	Л
C. ecmocyna (Ach.) Nyl.	—	—	—	—	*	—	3.55	—	аа, цп	ПГ	ЛБ
C. fimbriata (L.) Fr.	5.30	0.56	—	1.25	1.64	0.68	*	4.00	мр, цп	МГ	ЛТБ
C. furcata (Huds.) Schrad.	0.45	0.07	*	—	—	—	0.39	—	мр, цп	М	ТВБ
C. gonecha (Ach.) Asah.	0.60	1.36	—	—	*	—	—	1.56	бор, цп	МГ	ЛТ
C. gracilis (L.) Willd.	—	2.09	—	*	1.63	0.16	5.67	—	мр, цп	МПГ	ЛТВБ
C. grayi Merr.	—	—	*	—	—	—	0.39	—	эг, цп	Г	Б
C. hookeri Tuck.	—	1.79	—	—	—	*	—	—	гам, аб	МП	Т
C. kanewskii Oxn.	—	—	—	+	—	—	—	—	» »	»	»

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Конкретные флоры (см. рис. 1)								Географический элемент и тип ареала	Субстрат	Тип местообитания
	1	2	3	4	5	6	7	8			
C. lepidota Nyl.	0.45	1.14	*	3.17	1.78	4.88	4.56	4.88	аа, цп	»	ЛТВБ
C. macroceras (Flk.) Ahti	0.09	0.87	*	1.04	0.14	2.70	0.72	0.45	» »	МПГ	»
C. macrophylla (Schaer.) Stenh.	1.18	0.07	*	0.54	2.13	1.94	1.78	0.72	гам, цп	МГ	»
C. macrophyllodes Nyl.	—	—	—	—	—	+++	—	—	аа, цп	М	ЛТВ
C. maxima (Asah.) Ahti	—	—	—	—	—	—	+	—	аа, еа	П	ЛБ
C. norrlinii Vain.	—	—	—	—	—	—	—	+	гам, цп	М	Л
C. phyllophora Hoffm.	—	0.03	—	*	1.63	0.16	0.33	0.16	мр, цп	МПГ	ЛТВ
C. pleurota (Flk.) Schaer.	1.80	0.37	0.29	*	0.75	2.57	0.79	0.54	» »	МГ	ЛТВБ
C. pocillum (Ach.) O. J. Rich.	—	0.07	*	1.04	8.09	—	—	—	» »	М	ТВБ
C. pseudostellata Asah.	—	*	—	—	—	0.08	—	—	бор, аб	ПМ	ЛТ
C. pyxidata (L.) Hoffm.	3.35	3.28	*	5.25	5.67	5.67	4.56	5.67	мр, цп	МГ	ЛТВ
C. rei Schaer.	—	—	—	—	—	—	—	+	» »	М	Л
C. squamosa (Scop.) Hoffm.	0.60	0.18	—	—	*	5.25	2.03	1.56	» »	МПГ	ЛТБ
C. subfurcata (Nyl.) Arnold	—	—	*	0.03	—	1.33	—	0.13	бор, цп	МП	ТВ
C. subulata (L.) Wigg.	0.25	—	—	—	—	*	0.19	*	мр, цп	ПГ	ЛТ
C. uncialis (L.) Wigg.	0.60	0.18	1.20	2.42	*	6.69	3.55	2.85	» »	МП	ЛТВБ
C. verticillata (Hoffm.) Schaer.	—	0.18	—	0.14	*	—	0.52	—	» »	МГ	ТВ
Общее число видов	23	26	18	21	28	32	32	30			

Примечание. В случае нахождения вида только в одной конкретной флоре число плюсов соответствует числу находок вида. Звездочкой отмечены нулевые или отрицательные значения коэффициента Гуддола. Географические элементы: аа — арктоальпийский, гам — гипоаркто-монтанный, бор — бореальный, эг — эвриголарктический, мр — мультирегиональный. Типы ареала: цп — циркумполярный, аб — амфиберингийский, вс — восточносибирский, еа — евразиатский. Субстраты: П — на почве, в составе дернины из мхов и лишайников; М — на голом грунте; Г — на гнилой древесине, торфе и растительных остатках. Типы местообитания: Л — лес, Т — тундра, В — горная тундра, Б — болото. Видовые названия лишайников даны по Х. Х. Трассу (1978).

Для выяснения приуроченности видов *Cladonia* и *Cladina* к различным субстратам из всего многообразия мы выделили три типа субстратов (табл. 1). При этом выяснилось, что большинство видов не является специфичным для одного определенного типа. Четыре вида — *Cladonia gracilis*, *C. macroceras*, *C. phyllophora*, *C. squamosa* — встречаются на субстратах всех трех типов; 7 видов растут на мелкоземе и в составе дернины из мхов и лишайников; 8 видов — в составе дернины, а также на гнилой древесине и торфе; 8 видов — на гнилой древесине и торфе и на мелкоземе. Остальные лишайники строго приурочены к какому-то одному типу субстрата. Так, виды рода *Cladina*, а также *Cladonia alinii* и *C. maxima* растут только в составе мохово-лишайниковой дернины, в формировании которой они играют существенную роль. Семь видов, предпочитающих песчаные почвы — *Cladonia acuminata*, *C. cariosa*, *C. furcata*, *C. macrophyllodes*, *C. norrlinii*, *C. pocillum*, *C. rei*, — встречены нами только на мелкоземе. Лесные лишайники — *Cladonia bacillaris*, *C. bacilliformis*, *C. botrytes*, *C. carneola*, *C. digitata*, *C. grayi*, *C. cyanipes* — растут исключительно на гнилой древесине и торфе.

Из 47 видов, отмеченных в Анюйском нагорье, 8 растут только в лесных местообитаниях, это *Cladina mitis*, *Cladonia bacillaris*, *C. bacilliformis*, *C. botrytes*, *C. cariosa*, *C. digitata*, *C. norrlinii*, *C. rei*; эти виды широко распространены в лесной зоне Голарктики. Только в тундрах встречены *Cladonia acuminata*, *C. carneola*, *C. crispata*, *C. hookeri*, *C. kanewskii*. Три последних вида являются гипоаркто-монтанными. Только на болоте найдены *Cladonia alinii* и *C. grayi*. Не было обнаружено ни одного вида, характерного исключительно для горных тундр. Две трети всего видового состава кладоний не являются специфичными для какого-то одного типа местообитаний, причем 12 из них занимают все возможные экотопы (табл. 1). Это такие эвритопные виды, как *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cladonia amaurocraea*, *C. chlorophaea*, *C. coccifera*, *C. deformis*, *C. gracilis*, *C. lepidota*, *C. macroceras*, *C. macrophylla*, *C. phyllophora*, *C. uncialis*. Всего в лесу растет 77% видов, в тундре — 72, в горной тундре — 45, на болоте — 49.

Как в каждой отдельной конкретной флоре, так и во всей флоре северной части Анюйского нагорья около половины видов кладоний относится к мультирегиональному географическому элементу (табл. 2). На втором месте в тундровых флорах (1—4) стоят гипоаркто-монтанные виды, а в лесных (5—8) — бореальные. В четырех флорах (3, 4, 5, 7) третье

ТАБЛИЦА 2

Соотношение географических элементов и типов ареалов видов кладоний в конкретных флорах Анюйского нагорья (в %)

	Конкретные флоры								Во всей флоре района
	1	2	3	4	5	6	7	8	
	Географические элементы								
Арктоальпийский	8.7	7.7	11.1	9.5	10.7	9.4	15.7	6.7	12.8
Гипоаркто-монтанный	17.4	15.4	16.7	19.0	7.1	12.6	9.4	13.3	15.0
Бореальный	8.7	15.4	11.2	9.6	17.8	25.1	18.6	20.0	19.1
Эвриголарктический	8.7	7.7	11.1	4.8	7.1	9.4	12.5	6.7	8.5
Мультирегиональный	56.5	53.8	50.0	57.1	57.1	43.8	46.9	53.3	44.7
	Типы ареалов								
Циркумполярный	95.7	92.3	94.4	90.4	96.4	90.6	90.6	96.7	87.2
Амфиберингийский	4.3	7.7	5.6	9.6	3.6	9.4	3.1	3.3	8.5
Восточносибирский	—	—	—	—	—	—	3.1	—	2.1
Евразиатский	—	—	—	—	—	—	3.1	—	2.1

место занимают арктоальпийские виды, в двух (6, 8) — гипоаркто-монтанные, в одной (2) — бореальные. В целом во флоре нагорья после мультирегиональных больше всего бореальных видов, причем в пределах Голарктики мультирегиональные виды кладоний ведут себя как бореальные. Такой состав географических элементов можно объяснить тем, что в северных районах встречаются в основном представители одной весьма однородной группы кладоний, которая распространена по всему земному шару, тогда как большинство видов рода растут в тропиках. Поэтому даже небольшое увеличение числа видов кладоний других географических групп является достаточно хорошим показателем при анализе.

В табл. 3 приведены результаты сравнения видового состава кладоний Анюйского нагорья и некоторых территорий севера Голарктики (рис. 2). Из-за слабой изученности лихенофлор Северо-Востока СССР в таблицу включена также одна флора меньшей по размерам территории (конкретная флора стационара «Абориген» в верховьях р. Колымы). Для определения степени сходства наборов кладоний во флорах мы использовали коэффициент сходства Съёренсена, вычисляемый по формуле

$$K = \frac{2C \cdot 100\%}{A + B},$$

где A и B — число видов кладоний в первой и во второй флорах; C — число видов кладоний, общих для двух флор.

Как видно из табл. 3 и рис. 2, наибольшее сходство с Анюйским нагорьем по лишайникам родов *Cladina* и *Cladonia* обнаруживают террито-

ТАБЛИЦА 3

Сходство видового состава кладоний некоторых территорий Голарктики и Анюйского нагорья

№ п./п.	Территория	Число видов кладоний	Число общих видов	Коэффициент Съёренсена	Авторы
1	США, горы центральной Аляски	49	40	83.3	Krog, 1968
2	Канада, окрестности Большого Невольничьего озера	46	38	81.2	Thomson et al., 1969
3	США, горы южной Аляски	47	38	80.9	Krog, 1968
4	Верховья р. Колымы	35	33	80.5	Андреев, 1978
5	Финляндия, область Куусамо	48	38	80.0	Ahti, 1978
6	США, Аляска, долина р. Юкон	41	35	79.5	Krog, 1968
7	Канада, устье р. Маккензи	39	34	79.1	Ahti et al., 1973
8	Хибинские горы	49	37	77.1	Домбровская, 1970
9	Приполярный Урал	38	32	75.3	Куваев, 1970
10	Канада, западный берег Гудзонова залива	39	32	74.4	Thomson, 1953
11	США, Аляска, полуостров Сьюард	40	32	73.6	Krog, 1968
12	Канада, Альберта	40	32	73.6	Bird, Marsh, 1972
13	США, Колорадо	39	31	72.1	Shushan, Anderson, 1969
14	Окрестности оз. Байкал	26	25	68.5	Рассадина, 1936
15	Южная Гренландия	32	27	68.4	Hansen, 1971
16	Алтай, Горная Шория	31	26	66.7	Седельникова, 1977
17	Северный Урал	25	23	63.9	Волкова, 1970
18	Канада, о. Баффинова Земля	26	23	63.0	Hale, 1954
19	Центральная Монголия	24	21	59.2	Ahti, 1976
20	Запад Чукотского п-ова	22	20	58.0	Макарова, 1979
21	США, Аляска, устье р. Юкон	38	21	49.4	Krog, 1968
22	Исландия	16	9	28.6	Galløe, 1920
23	Земля Франца-Иосифа	7	6	22.2	Lynge, 1931

Примечание. Территории расположены в порядке убывания коэффициента Съёренсена.

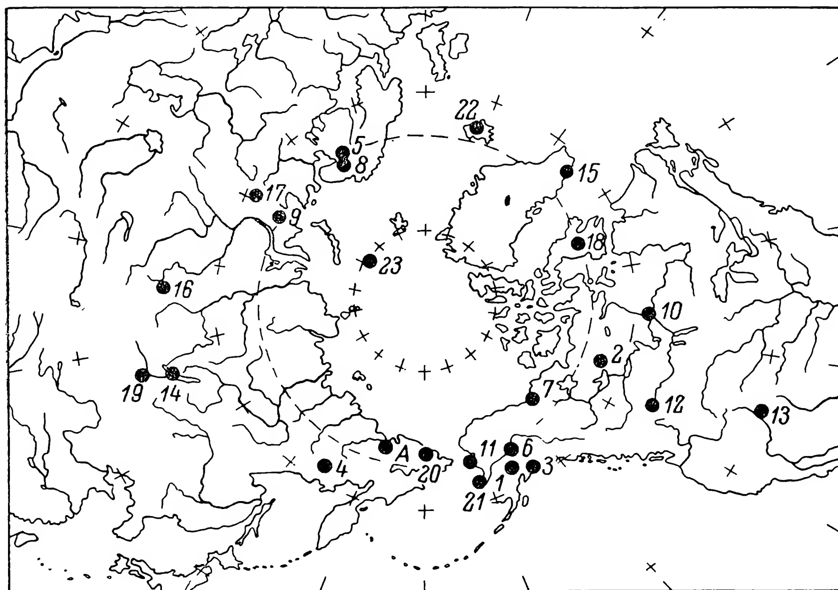


Рис. 2. Географическое положение сравниваемых территорий.

Цифры соответствуют номерам в табл. 3. Буквой *А* обозначено Анюйское нагорье.

рии, лежащие на границе лесной и тундровой зон, а также лесных районов с гольцами и горными тундрами. Неожиданно высокое значение коэффициента оказалось для области Куусамо в Финляндии, хотя для других приатлантических флор коэффициенты значительно ниже. Высокое значение коэффициента для верховьев р. Колымы может служить одним из доказательств однородности лишайникового покрова горно-таежных лесов и горных тундр на всей территории Северо-Востока СССР. Видовые составы кладоний приатлантических, а также арктических и тундровых флор мало сходны с набором видов Анюйского нагорья, что объясняется географическим распространением и экологией видов *Cladina* и *Cladonia*. В приатлантических районах видовой состав кладоний значительно отличается от такового исследованного нами района, в Арктике видовой состав сходный, но значительно обеднен.

Так как большинство видов лишайников плохо различимы в полевых условиях и определить их на месте часто бывает невозможно, сбор образцов производился на естественно обособленных фрагментах территории во время кратковременных остановок по ходу маршрутов так, чтобы в коллекцию попало все разнообразие видов. После определения образцов составлялись флористические списки обследованных таким образом участков, а для каждого вида отмечались участки, на которых он был встречен. Всего на территориях конкретных флор с 1 по 8 мы посетили соответственно 20, 27, 29, 28, 32, 25, 21, 25 участков.

Такая методика позволила нам вычислить показатель верности Гуддола (Goodal, 1953), предложенный им для количественного определения верности видов той или иной ассоциации. Мы же попытались определить степень приуроченности каждого вида к каждой конкретной флоре. Для этого была использована упрощенная В. И. Василевичем (1969) формула Гуддола

$$\frac{a\,(b+d)}{(a+c)\,b} - 1,$$

где (у нас) a — число участков, на которых вид был найден в первой конкретной флоре; b — число участков, на которых тот же вид был найден

во второй конкретной флоре; *c* — число участков, где вид отсутствовал в первой конкретной флоре; *d* — число участков, где он отсутствовал во второй конкретной флоре.

Таким образом, мы рассчитывали показатель верности по каждому виду для всех возможных пар конкретных флор, причем если вид одинаково часто встречался в обеих флорах, то показатель был равен нулю, а с увеличением степени верности он должен был расти до неопределенно большой величины. В тех случаях, когда вид был встречен только в одной конкретной флоре, мы не могли судить о степени верности его этой флоре. При определении показателя верности каждого вида всегда находилась одна конкретная флора, для которой он принимал отрицательное значение или был равен нулю. Для всех остальных флор при этом вид давал либо высокие значения верности (примерно от 4 до 16) относительно этой флоры, либо низкие (около нуля). Внутри же этих двух групп значения показателя верности одной флоры относительно другой также приближались к нулю. Из табл. 1, в которой мы приводим максимальные значения показателя верности каждого вида *Cladonia* и *Cladina* для каждой из конкретных флор, видно, что лишайники, не показывая высокой степени приуроченности к той или иной конкретной флоре, тем не менее достаточно ясно проявляют общую тенденцию, дающую возможность объединять их в группы видов, специфичных для той или иной конкретной флоры.

Примененная нами методика позволила также провести анализ парциальных флор лишайников (Юрцев, 1975), так как флористические списки естественно обособленных фрагментов территории по существу явились парциальными флорами лишайников раэличных местообитаний. Что касается кладоний, то видовой состав их и число видов существенно различаются в парциальных флорах разных типов местообитаний (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Число видов кладоний в парциальных флорах различных типов местообитаний

Тип местообитания	Конкретные флоры								Во всей флоре района
	1	2	3	4	5	6	7	8	
Чозениевые рощи в поймах	—	—	—	—	—	—	—	8	8
Берега рек и ручьев	8	—	—	—	2	—	12	—	16
Лиственничные леса	—	—	—	—	20	17	22	25	33
Заросли кедрового стланика	—	—	—	—	—	8	19	12	23
Ивняки и ерники	2	3	1	1	—	—	—	—	5
Болота	5	3	10	—	2	—	15	8	25
Равнинные тундры	14	17	1	2	—	13	4	—	25
Нивальные группировки	—	4	6	14	—	19	—	—	22
Участки тундры на известняках	—	—	—	4	8	—	—	—	9
Щебнистые горные тундры	—	13	5	10	—	9	5	11	20
Сланцевые осыпи и скалы	10	—	—	4	—	17	—	6	18
Крупноглыбистые развалы в горах	1	12	7	16	21	13	—	2	27
Общее число видов . . .	23	26	18	21	28	32	32	30	47

Для определения степени сходства видового состава родов *Cladina* и *Cladonia* в конкретных флорах мы воспользовались техникой висконсинской полярной ординации (Cottam et al., 1973; Whittaker, Gauch, 1973), которая позволила проследить общие закономерности соотношения видов. Определив коэффициенты сходства Съёренсена между наборами видов кладоний всех возможных пар конкретных флор, мы разнесли точки относительно друг друга на расстояния, полученные вычитанием коэффициентов сходства из максимального сходства 100%, т. е. на расстояния, пропорциональные различию флор. Полученные комбинации точек

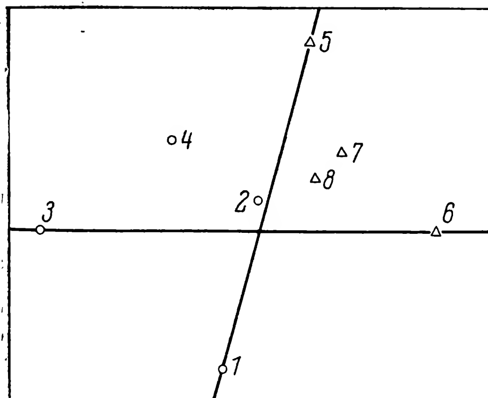


Рис. 3. Ординация видовых составов кладоний в конкретных флорах по коэффициенту Съёренсена.

Кружками обозначены тундровые флоры, *треугольниками* — лесные.

(рис. 3) явились проекциями на плоскость истинного их расположения в трехмерном пространстве.

После ординации набора кладоний в конкретных флорах получилась следующая картина. Кладонии тундровых и лесных флор, расположившись ближе к противоположным концам осей, достаточно хорошо отделились друг от друга. Заметное отличие видового состава кладоний во флорах 1, 3, 4, вероятно, вызвано несовпадением набора типов местообитаний. Напротив, районы флор 2, 7, 8 имеют довольно сходный набор типов местообитаний (несмотря на то, что флора 2 тундровая, а флоры 7 и 8 — лесные), что обусловливает их близость в ординации. В целом ординация по конкретным флорам дает значительную кучность точек, что говорит о высокой степени однородности видового состава *Cladina* и *Cladonia*.

На основании всего вышесказанного мы делаем следующие выводы.

1. В Анюйском нагорье насчитывается 47 видов *Cladina* и *Cladonia*, и по количеству видов лишайников этой группы флора нагорья является одной из самых богатых на севере Голарктики.

2. Набор видов кладоний типичен для районов, расположенных на границе лесной и тундровой зон, и обнаруживает наибольшее сходство с видовыми составами кладоний других территорий, лежащих на границе этих двух зон (горы центральной Аляски, окрестности Большого Невольничьего озера в Канаде).

3. Бóльшая часть видов кладоний в пределах Анюйского нагорья растет на нескольких субстратах и в пределах разных поясов и природных зон, не обнаруживая четкой приуроченности к определенному типу местообитаний или субстрату.

4. Как в каждой отдельной конкретной флоре, так и во всей флоре нагорья преобладают мультирегиональные и циркумполярные виды кладоний. Второе место в лесных флорах занимают бореальные виды, а в тундровых — гипоаркто-монтанные.

5. Даже при большой эвритопности видов *Cladonia* и *Cladina* показатель верности Гуддола позволяет судить о степени приуроченности видов к той или иной конкретной флоре.

6. Применение ординации для сравнения конкретных и парциальных флор лишайников удобно наглядностью и возможностью интерпретации, однако при этом лучше учитывать полные списки флор.

В заключение хочется выразить искреннюю благодарность сотрудникам БИНа Н. С. Голубковой, А. Е. Катенину, В. В. Петровскому, О. В. Ребристой и С. Г. Самбуку, любезно согласившимся просмотреть рукопись статьи и дававшим ценные советы в процессе работы над ней.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев М. П. (1978). Лишайники стационара «Абориген» (Тенькинский район Магаданской области). Бот. ж., 63, 11. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. Л. — Волкова А. М. (1970). Флора лишайников Косьвинского камня и смежных гор. Тр. Инст. экол. раст и жив. УФ АН СССР, 70. Свердловск. — Домбровская А. В. (1970). Лишайники Хибин. Л. — Клюкин Н. К. (1970). Климат. В кн.: Север Дальнего Востока. М. — Куваев В. Б.

(1970). Лишайники и мхи Приполярного Урала и прилегающих равнин. Тр. Инст. экол. раст. и жив. УФ АН СССР, 70. Свердловск. — Л о к и н с к а я М. А. (1970). Наиболее распространенные виды лишайников на Северо-Востоке СССР. В кн.: Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск. — М а к а р о в а И. И. (1979). Характеристика конкретных лихенофлор запада Чукотского полуострова. Бот. ж., 64, 3. — Р а с с а д и н а К. А. (1936). Лихенологический очерк байкальских берегов. Тр. Бот. инст. АН СССР, 2. Споровые растения, 3. — С а в и ч В. П., А. А. Е л е н к и н. (1950). Введение к флоре лишайников азиатской части СССР. Тр. Бот. инст. АН СССР, 2, 6. — С е д е л ь н и к о в а Н. В. (1977). Флора лишайников Горной Шории. В кн.: Природные комплексы низших растений Западной Сибири. Новосибирск. — Т о л м а ч е в А. И. (1970). Богатство флор как объект сравнительного изучения. Вестн. ЛГУ, 9, Биол., 2. — Т р а с с Х. Х. (1978). Семейство *Cladoniaceae*. В кн.: Определитель лишайников СССР, 5. Л. — Ш и л о Н. А. (1970). Рельеф и геологическое строение. В кн.: Север Дальнего Востока. М. — Ю р ц е в Б. А. (1968). Флора Сунтар-Хаята. Л. — Ю р ц е в Б. А. (1974). Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л. — Ю р ц е в Б. А. (1975). Некоторые тенденции развития метода конкретных флор. Бот. ж., 60, 1. — Ю р ц е в Б. А., П е т р о в с к и й В. В., Г а л а н и н А. В., К а т е н и н А. Е., К о ж е в н и к о в Ю. П., Р а з ж и в и н В. Ю. (1975). Новые флористические находки в Чукотской тундре (1973 г.). Бот. ж., 60, 6. — A h t i T. (1976). The lichen genus *Cladonia* in Mongolia. J. Jap. Bot., 51, 12. — A h t i T. (1978). Lichens. In: A preliminary checklist of the Fungi (incl. lichens) of Kuusamo biogeographical province, NF Finland. Oulun Yliopiston Oulangan Biologisen Aseman Monisteita, I. Kuusamo. — A h t i T., G. W. S c o t t e r, H. V ä n s k ä. (1973). Lichens of the Reindeer preserve. NWT, Canada. Bryologist, 76, I. — B i r d C. D., M a r s h A. N. (1972). Phytogeography and ecology of the lichen family *Cladoniaceae* in southwestern Alberta. Can. J. Bot., 50, 5. — C o t t a m G., F. G. G o f f, R. H. W h i t t a k e r. (1973). Wisconsin comparative ordination. In: Handbook of vegetation science, 5. Hague. — G a l l ø e O. (1920). The lichen flora and lichen vegetation of Iceland. In: The Botany of Iceland, 2 (I), 6. Copenhagen. — G o o d a l D. W. (1953). Objective metods for the classification of vegetation. II. Fidelity and indicator value. Australian J. Bot., 1, 3. — H a l e M. E. (1954). Lichens from Baffin Island. The Amer. Midl. Nat., 51, 1. — H a n s e n K. (1971). Lichens in South Greenland. Distribution and Ecology. Medd. om Grønland, 178, 6. København. — K r o g H. (1968). The macrolichens of Alaska. Norsk Polarinst. skrifter, 144. Oslo. — L y n g e B. (1931). Lichens collected on the Norvegian scientific expedition to Franz Josef Land. Norg. Svalbard — og Ishavs — Undersøk., 38. — S h i m w e l l D. W. (1972). The description and classification of vegetation. Seattle. — S h u s h a n S., R. A. A n d e r s o n. (1969). Catalog of the Lichens of Colorado. Bryologist, 72, 4. — T h o m s o n J. W. (1953). Lichens of Arctic America. I. Lichens from west of Hudson's bay. Bryologist, 56, 1. — T h o m s o n J. W., G. W. S c o t t e r, T. A h t i. (1969). Lichens of the Great Slave Lake region, NW Territories, Canada. Bryologist, 72, 2. — W h i t t a k e r R. H., H. G. G a u c h. (1973). Evalution of ordination techniques. In: Handbook of vegetation science, 5. Hague. — Y o s h i m u r a I. (1968). The Phytogeographical relationships between the Japanese and North American species of *Cladonia*. The J. Hattori Bot. lab., 31.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 3 VII 1979.

SUMMARY

The lichen flora of the Anyui Mts. has been studied by the method of elementary floras. 47 species of lichens of the genera *Cladonia* and *Cladina*, 12 of which are new for Chukotka, have been listed. The specific composition of *Cladonia* from the Anyui Mts. as compared to that of some areas at the north of Holarctics was found to be similar to the specific composition of the regions at the northern limit of the wooded country. An analysis of the geographical elements and types of areas proved the multiregional and circumpolar species of *Cladonia* to be predominant in the elementary floras. The fidelity index of Goodal to elementary floras has been determined for all species of *Cladonia*. All the elementary floras were compared by the similarity indexes, followed by the ordination. Specific compositions of the species of *Cladonia* of different habitats have been compared within the limits of each elementary flora.

УДК 581.1

И. Г. Завадская, Т. А. Антропова

ВЛИЯНИЕ ОБЕЗВОЖИВАНИЯ ЛИСТЬЕВ НЕКОТОРЫХ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ НА ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТЬ КЛЕТОК И СОДЕРЖАНИЕ ХЛОРОФИЛЛА

I. G. ZAVADSKAYA, T. A. ANTROPOVA. THE EFFECT OF THE DEHYDRATION OF LEAVES OF SOME AGRICULTURAL PLANTS ON CELL THERMORESISTANCE AND CHLOROPHYLL CONTENT

Исследовано влияние обезвоживания отрезанных листьев на первичную теплоустойчивость функции движения протоплазмы у засухоустойчивых и засухочувствительных сортов пшеницы, овса и сои. Было изучено также влияние обезвоживания листьев на содержание хлорофилла у пшениц Эритроспермум 841 и Диамант. Показано, что при дегидратации засухоустойчивых сортов всех культур первичная теплоустойчивость функции движения протоплазмы возрастает, в то время как у засухочувствительных сортов устойчивость к нагреву не изменяется. После прогрева листьев засухочувствительной пшеницы Диамант тормозится деградация хлорофилла и у оводненных, и у обезвоженных листьев. У засухоустойчивой пшеницы Эритроспермум 841 нагрев не замедляет распада хлорофилла у обезвоженных листьев и тормозит деградацию хлорофилла у оводненных.

В наших предыдущих работах было показано, что реакция на обезвоживание клеток зависит от экологической принадлежности растений. У ксерофитов дегидратация приводит к неспецифическому повышению резистентности — клетки становятся устойчивее к действию повторного обезвоживания, высокой и низкой температуры, высокого гидростатического давления. У мезофитов обезвоживание вызывает возрастание устойчивости к повторной дегидратации и действию низкой температуры, но не увеличивает термостабильности клеток (Завадская, 1971; Завадская, Денько, 1966, 1968, 1977). Эти работы были выполнены главным образом на дикорастущих растениях. Кроме того, имеются данные о том, что у засухоустойчивых по сравнению с засухочувствительными растений более резистентен к обезвоживанию хлорофилл-белковый комплекс (Spyropoulos, Mavrommutis, 1978). Известно также, что фотосинтетический аппарат очень чувствителен к различным воздействиям, поэтому много исследований посвящено изменениям в структуре, функциональном состоянии хлоропластов, содержанию в них хлорофилла при действии самых различных агентов. Так, известно, что отделение листьев от растений с последующей их инкубацией во влажной камере при комнатной температуре приводит к существенному снижению количества холорофилла, особенно у злаков (Зелепухин В., Зелепухин И., 1967; Зелепухин, 1969; Севрова, Новоселова, 1972; Colin, Thimann, 1972; Dwivedi et al., 1979, и др.). Подсушивание отрезанных листьев и почвенная засуха вызывают еще больший распад хлорофилла (Зелепухин, 1969; Bourque, Naylor, 1971; Hsiao, 1973; Itai, Benzioni, 1974; Duysen, Freeman, 1974, 1976; Randall et al., 1977; Недялков, Стойнова, 1978; Dwivedi et al., 1979,

и др.). Анализ литературных данных, однако, показал, что работы по влиянию обезвоживания на те или иные функции клетки часто проводятся без учета степени гидрофилии растений и на видах, систематически отдаленных.

В задачу настоящей работы входило изучить устойчивость к обезвоживанию и нагреву одной из чувствительных функций клетки — движения протоплазмы у засухоустойчивых и засухочувствительных сортов пшеницы, овса и сои, а также проследить за изменениями в содержании хлорофилла у двух сортов пшеницы, различающихся по гидрофилии, после дегидратации и нагрева отрезанных листьев.

Материал и методика

	Засухоустойчивые	Засухочувствительные
Пшеница	Акмолинка	Амурская
	Альбидум	Диамант
	Ариано 8	Тулун 70
	Грекум	
	Тендре 374	
	Цезиум 94	
	Эритроспермум 841	
Овес	Бизантина	Гирунес
	Марктон	Зандстер
	Победа	
Соя	Кубанская	КНР

Эти сорта, согласно «Руководству по апробации сельскохозяйственных культур» (1947), достаточно хорошо различаются по устойчивости к засухе. Семена, а также консультации по характеристике сортов были получены нами во Всесоюзном институте растениеводства им. Н. И. Вавилова, за что мы выражаем глубокую признательность сотрудникам отделов пшениц, серых хлебов и зернобобовых.

Растения выращивали в горшках с почвой в оранжерее при естественном освещении и температуре 20—25°. Влажность почвы была 70—80% от полной влагоемкости. В опытах на пшенице и овсе использовали второй закончивший рост лист 16—20-дневных проростков, в опытах на сое — второй лист сверху 30-дневных растений.

Подсушивание отрезанных листьев проводили на воздухе при комнатной температуре. Устойчивость к обезвоживанию определяли следующим образом: 150 листьев одного сорта растений подсушивали одновременно. Благодаря тому, что листья теряют воду с разной интенсивностью, через 24 ч обнаруживали листья с потерей воды от 50 до 95%. Из них подбирали группы по 20 листьев, обезвоженных на 51—60, 61—70, 71—80, 81—90% и более. Их помещали во влажную камеру на 6 суток. За это время живые листья или их части восстанавливали тургор, а в клетках возобновлялось движение протоплазмы. В погибших участках листьев цитоплазма всех клеток была коагулирована. Площадь поврежденной части листьев выражалась в процентах от общей площади.

Для характеристики устойчивости клеток к нагреву определяли первичную теплоустойчивость.[1] Для ее оценки листья разрезали на кусочки размером 4×5 мм, прогревали их 5 мин с интервалом 0.4° С. Сразу после нагрева микроскопировали кусочки в вазелиновом масле (об. 90×, масляная иммерсия, ап. 1.30; ок. 5×). Мерой первичной теплоустойчивости служила минимальная температура нагрева, после которого прекращается движение протоплазмы во всех клетках кусочка. Повторность измерений была 9—12-кратная.

Чтобы убедиться, что при обезвоживании листьев вода выходит не только из клеточных оболочек, но и из цитоплазмы, мы определяли в ряде

[1] Теплоустойчивость клеток, определяемая сразу после краткосрочного нагрева, т. е. при условиях, сводящих к минимуму роль деструктивного последействия и репарации, называется первичной теплоустойчивостью (Александров, 1975).

случаев скорость движения протоплазмы, которая в большой мере зависит от содержания воды и вязкости протоплазмы (Камия, 1962). Скорость движения протоплазмы измеряли по времени прохождения одной сферосомы между двумя большими делениями окулярмикрометра. Таких измерений было сделано 30 в каждом из шести листьев. При этом использовали те же объектив и окуляр, что и при оценке первичной теплоустойчивости.

Для определения содержания хлорофилла в листьях экстракцию его проводили смесью спирта с ацетоном (1 : 3) и концентрацию устанавливали с помощью ФЭК-М за красным светофильтром. Количество хлорофилла рассчитывали методом Арнона (Arnon, 1949) и выражали в миллиграммах на 1 г сырого веса свежесрезанных листьев. Всякий раз определения проводили в 5—6 параллельных пробах, каждая из которых представляла вытяжку из 5 листьев. Полученные средние величины во всех опытах оценивали с помощью t-критерия для 95%-го уровня значимости.

Результаты исследования

В таблице представлены данные по влиянию обезвоживания на теплоустойчивость и скорость движения протоплазмы клеток листьев, различающихся по степени гидрофилии сортов пшеницы, овса и сои. Оказалось, что при подсушивании листьев скорость движения протоплазмы снижалась, поэтому можно думать, что вода выходила не только из клеточных оболочек, но и из цитоплазмы. Степень снижения скорости движения протоплазмы в ответ на дегидратацию у засухоустойчивых и засухочувствительных сортов была сходной, т. е. не зависела от устойчивости сортов к обезвоживанию. Из таблицы также следует, что при нормальной оводненности величина теплоустойчивости клеток не связана с отношением сорта к водному фактору: в некоторых случаях она не различалась у засухоустойчивых и засухочувствительных сортов. Однако реакция на обезвоживание клеток засухоустойчивых сортов была совершенно отлична от таковой у неустойчивых. В ответ на подсушивание листьев у всех засухоустойчивых сортов первичная теплоустойчивость повышалась, в то время как у засухочувствительных — не менялась. Если сопоставить эти результаты с полученными нами ранее (Завадская, Денько, 1966, 1968, 1977), то оказывается, что реакция клеток на дегидратацию у сельскохозяйственных культур не отличается от таковой у дикорастущих растений.

В дальнейших опытах мы более детально исследовали два сорта пшеницы, которые резко различаются по гидрофилии. Эритроспермум 841 — очень засухоустойчивый сорт, районирован в Саратовской, Волгоградской, Астраханской и других южных областях. Сорт Диамант — влаголюбивый, районирован в Нечерноземной полосе и северных областях СССР. Поскольку засухоустойчивость растений может обеспечиваться различными способами, например более ранними сроками созревания, высокой водоудерживающей способностью и рядом анатомо-морфологических и физиологических приспособлений, т. е. уходом от обезвоживания, то нам следовало проверить, различаются ли эти сорта по клеточной устойчивости к дегидратации. О том, что засухоустойчивые растения могут обладать более резистентной к обезвоживанию протоплазмой, предполагали еще И. И. Туманов (1926) и Н. А. Максимов (1952).

Как показали предварительные опыты, остановка движения протоплазмы в клетках листьев сорта Эритроспермум 841 происходила при потере воды более чем на 60%, в то время как у сорта Диамант движение протоплазмы полностью прекращалось с утратой воды примерно на 50%.

Результаты опытов по определению устойчивости клеток к обезвоживанию листьев обоих сортов пшеницы представлены на рис. 1. Видно, что у контрольных листьев обоих сортов во время инкубации во влажной камере в течение шести суток повреждения не наблюдались. Разница же в устойчивости к обезвоживанию клеток между двумя сортами оказалась

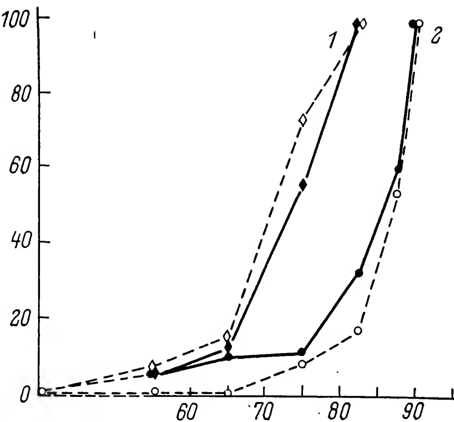


Рис. 1. Устойчивость к обезвоживанию листьев пшеницы сорта Диамант (*1*) и Эритроспермум 841 (*2*).

По оси абсцисс — потеря воды в листьях, в %; *по оси ординат* — поврежденная площадь листьев, в %, оводненных и предварительно обезвоженных, на шестые сутки после выдерживания во влажной камере при 25° С. *Штриховая линия* — первый лист, *сплошная* — второй лист.

существенной. При одинаковом исходном содержании воды в листьях потеря воды в течение суток, равная 80%, вызывала полную гибель листьев сорта Диамант, в то время как у сорта Эритроспермум 841 поврежденная площадь при той же степени обезвоживания была около 20%. Полная гибель листьев здесь происходила после потери воды на 90%. Интересно отметить, что нам не удалось уловить различий в устойчивости к обезвоживанию между первым и вторым листьями ни у одного, ни у другого сортов. Более молодые листья обладали такой же устойчивостью

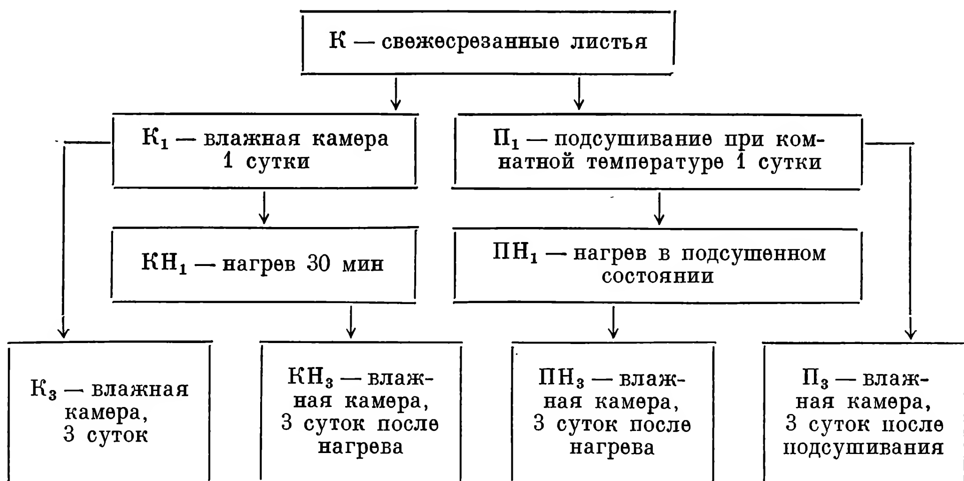
Устойчивость к 5-минутному нагреву и скорость движения протоплазмы клеток листьев, оводненных (К) и обезвоженных на 25—35% (О), у некоторых сельскохозяйственных культур

Культура	Сорта	Устойчивость, °С		Разница в устойчивости между О и К	P разницы в устойчивости между О и К	Скорость движения протоплазмы, мкм/с		Разница в скорости движения протоплазмы между К и О	P разницы в скорости движения протоплазмы между К и О
		К	О			К	О		
Пшеница	Засухоустойчивые								
	Эритроспермум 841	44.4	46.5	2.1	<0.001	10.5	7.1	3.4	<0.01
	Цезиум 94	44.6	46.0	1.4	<0.001	15.6	10.8	4.8	<0.001
	Тендре 374	44.3	45.1	0.8	<0.01	13.8	9.0	4.8	<0.001
	Акмолинка	44.1	45.6	1.5	<0.001	13.8	10.5	3.3	<0.001
	Ариано 8	45.5	46.3	0.8	<0.01	16.3	12.0	4.3	<0.01
	Альбидум	43.8	44.5	0.7	<0.001	—	—		
	Грекум	44.2	44.9	0.7	<0.01	—	—		
	Засухочувствительные								
	Диамант	43.7	43.8	0.1	>0.5	9.7	4.6	5.1	<0.001
	Амурская	44.7	44.3	—0.4	>0.5	13.9	7.0	6.9	<0.001
	Тулун 70	44.6	44.8	0.2	>0.5	10.4	7.7	2.7	<0.002
Овес	Засухоустойчивые								
	Бизантина	44.4	45.4	1.0	<0.001	10.3	7.5	2.8	<0.05
	Марктон	42.3	43.4	1.1	<0.002	—	—		
	Победа	44.3	45.3	1.0	<0.001	—	—		
	Засухочувствительные								
	Гирунес	43.1	43.2	0.1	>0.5	—	—		
	Зандстер	45.1	45.3	0.2	>0.5	14.0	8.2	5.8	<0.002
Соя	Засухоустойчивый								
	Кубанская	43.2	44.2	1.0	<0.001	—	—		
	Засухочувствительный								
	КНР	42.9	42.9	0.0	1.0	—	—		

к дегидратации, как и старые, хотя в литературе имеются данные о большей устойчивости к засухе молодых листьев (Hsiao, 1973). Возможно, что отсутствие разницы в устойчивости к обезвоживанию между молодыми и старыми листьями объясняется тем, что в опыте участвовали хотя и молодые (вторые) листья, но прекратившие рост.

На основании результатов этой серии опытов можно считать, что в обеспечении высокой засухоустойчивости сорта Эритроспермум 841 несомненно большую роль играет резистентность клеток к дегидратации. При этом потеря воды приводит к увеличению первичной теплоустойчивости функции движения протоплазмы. У сорта Диамант, клетки которого чувствительны к обезвоживанию, при потере воды термостабильность не изменяется.

В дальнейших опытах мы исследовали влияние подсушивания и нагрева на содержание хлорофилла в листьях пшениц Эритроспермум 841 и Диамант. Эксперименты ставили по следующей схеме



В свежесрезанных листьях (К) определяли исходное содержание хлорофилла. Параллельно брали две партии листьев, одну из которых помещали во влажную камеру на первые сутки ($К_1$), другую подсушивали в течение суток ($П_1$) на воздухе при комнатной температуре. Через сутки из подсушенных отбирали листья с потерей воды на 40—45%. В части листьев вариантов $К_1$ и $П_1$ определяли содержание хлорофилла. Оставшиеся листья вариантов $К_1$ и $П_1$ делили на несколько навесок, которые прогревали в полиэтиленовых мешочках в течение 30 мин при температурах от 39 до 46° с интервалом 2°, после чего их помещали во влажные камеры на 3 суток. Непрогретые листья из этих двух групп также находились во влажной камере и служили как контроль $К_3$ и $П_3$. По истечении 3 суток в каждой навеске определяли содержание хлорофилла. Поскольку прогрев листьев проводили через сутки после отделения от растений (в связи с необходимостью обезвоживать часть из них в течение суток), то все изменения, которые происходили в содержании хлорофилла у оводненных листьев, сравнивали с количеством его в листьях варианта $К_1$, а у претерпевших подсушивание — с содержанием хлорофилла в листьях варианта $П_1$.

Определения показали, что содержание хлорофилла в свежесрезанных листьях (К) сорта Диамант и Эритроспермум 841 сходное: 1.5—1.6 мг/г сыр. веса. У сорта Эритроспермум 841 через сутки после отрезания в неподсушенных ($К_1$) и подсушенных ($П_1$) листьях содержание хлорофилла уменьшалось на равную величину (на 0.3 мг/г сыр. веса). У сорта Диамант за этот же срок содержание хлорофилла в листьях варианта $К_1$ снижалось на 0.25, а у варианта $П_1$ — на 0.53 мг/г сыр. веса. Таким образом оказалось,

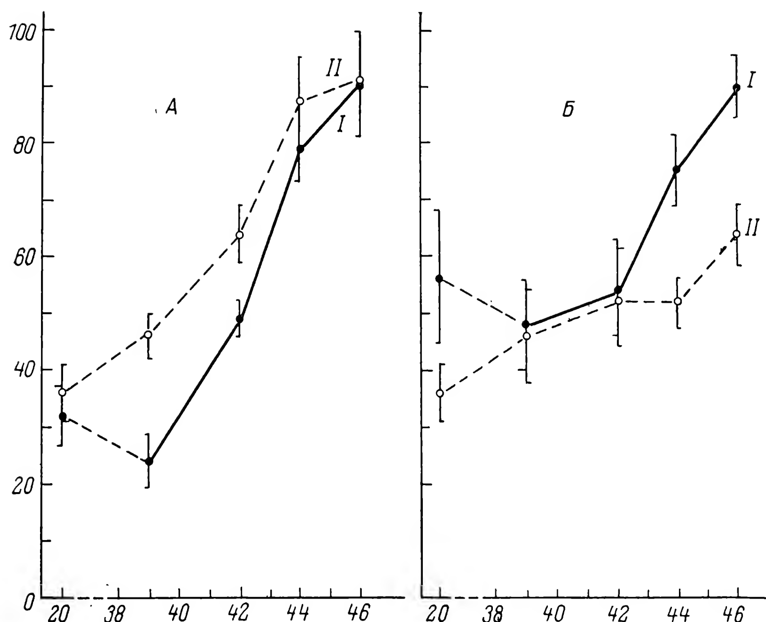


Рис. 2. Содержание хлорофилла на третьи сутки после нагрева листьев пшеницы сорта Диамант (*А*) и Эритроспермум 841 (*Б*) в оводненном (*I*) и подсушенном (*II*) состояниях.

По оси абсцисс — температура 30-минутного нагрева (°С); *по оси ординат* — содержание хлорофилла, в % от количества его в нагретых неподсушенных листьях варианта $К_1$ и в негретых предварительно подсушенных листьях варианта $П_1$. *Сплошная линия* — неподсушенные листья, *штриховая* — подсушенные.

что обезвоживание у этого сорта вызывает уменьшение количества хлорофилла в листьях в течение суток. У засухоустойчивого сорта более интенсивное снижение содержания хлорофилла в листьях, претерпевших обезвоживание, начинается позднее — на 3 сутки инкубации отрезанных листьев во влажной камере. Более сильное снижение количества хлорофилла при обезвоживании засухочувствительных сортов наблюдали и другие авторы (Spyropoulos, Mavrommutis, 1978). В опытах этих исследователей было обнаружено большее уменьшение содержания хлорофилла у чувствительного сорта по сравнению с устойчивым через сутки после отрезания листьев. Однако дальнейшие наблюдения за изменениями в содержании хлорофилла они не проводили.

После прогрева при 39° нормально оводненных листьев сорта Диамант (рис. 2, *А*, *I*) не выявилось существенных изменений в содержании хлорофилла по сравнению с негретыми листьями варианта $К_3$, которые находились при 20°. При повышении температуры нагрева до 42—46° количество хлорофилла в листьях было тем больше, чем выше была температура прогрева. После нагрева при 46° содержание хлорофилла в листьях оказалось практически таким же, как и в негретых листьях варианта $К_1$.

Когда нагревали подсушенные листья (рис. 2, *А*, *II*), то уже после прогрева при 39° в них оказалось больше хлорофилла, чем в негретых листьях варианта $П_3$. По мере повышения температуры нагрева в листьях обнаруживалось соответственно и большее количество хлорофилла.

У сорта Эритроспермум 841 (рис. 2, *Б*, *I*) действие нагрева на листья, не подвергавшиеся предварительному подсушиванию, было сходным с тем, что наблюдалось в этом случае у сорта Диамант. Но по сравнению с сортом Диамант сохранение хлорофилла у засухоустойчивого сорта наблюдалось при более высокой температуре (44°). Изменения в содержании хлорофилла после прогрева подсушенных листьев (рис. 2, *Б*, *II*)

происходили совершенно иначе. Здесь при всех испытанных температурах количество хлорофилла в листьях было значительно меньше, чем в неподсушенных листьях, даже после действия нагрева при 46°.

Таким образом, изменения в содержании хлорофилла в ответ на обезвоживание и последующий прогрев у засухоустойчивых и засухочувствительных сортов пшеницы оказались различными так же, как и реакция на действие этих агентов функции движения протоплазмы.

Обсуждение

По вопросу о связи засухоустойчивости растений с их жароустойчивостью некоторые авторы считают, что резистентность к засухе всегда сочетается с высокой жаростойкостью (Володин, 1951; Андрущенко, 1970, и др.). Однако, по данным Т. В. Олейниковой и П. Д. Углова (1962), прямая корреляция между засухоустойчивостью растений и теплоустойчивостью клеток листьев изученных ими 25 сортов пшеницы обнаруживается лишь у некоторых из них. Сопоставление результатов, представленных в этой статье, с данными «Руководства по апробации сельскохозяйственных культур» (1947) показало, что у многих засухоустойчивых сортов, исследованных авторами, теплоустойчивость клеток листьев даже ниже, чем у засухочувствительных.

В наших опытах различия в реакции клеток на высокую температуру между засухоустойчивыми и засухочувствительными сортами проявляются главным образом на фоне обезвоживания. Аналогичные результаты были получены нами ранее (Завадская, Денько, 1966, 1968, 1977), а также в ряде работ других авторов (Фалькова, 1969, 1973, 1975; Фалькова, Галушко, 1974). В этих работах было обнаружено, что у засухоустойчивых видов жимолости и у резистентного к обезвоживанию волчеягодника лавролистного в условиях полусухих субтропиков Крыма во время летней засухи повышалась термостабильность функции движения протоплазмы, в то время как у влаголюбивых видов жимолости теплоустойчивость этой функции не изменялась. Сходные результаты были получены и в исследованиях А. С. Тухтаева (1976, 1977а, 1977б, 1978). Теплоустойчивость функции избирательной проницаемости мембран клеток листьев засухоустойчивых видов растений Узбекистана с наступлением засухи возрастала, у засухочувствительных видов не изменялась. Можно допустить, что повышение термостабильности клеточных функций в ответ на действие обезвоживания обусловлено увеличением резистентности клеточных белков, ибо теплоустойчивость этих функций как в работах Фальковой и Тухтаева, так и в наших исследованиях определялась сразу же после краткосрочного прогрева листьев. В. Я. Александров (1975) приводит большой фактический материал, касающийся такого рода допущения, и приходит к выводу: «На основании многочисленных косвенных данных следует признать, что в основе быстрого теплового повреждения клеточной функции лежит тепловая денатурация белков, ответственных за ее осуществление».

Прямых исследований по влиянию дегидратации растительных клеток на термостабильность белков весьма мало. Имеются лишь данные о том, что в результате действия засухи у засухоустойчивых видов происходит увеличение прочности хлорофилл-белкового комплекса (Кушниренко и др., 1977).

Результаты нашей работы по влиянию обезвоживания и нагрева на содержание хлорофилла могут косвенно свидетельствовать об изменениях свойств хлорофиллазы, так как известно, что судьба хлорофилла в клетке зависит главным образом от активности ферментов комплекса хлорофиллазы (Willstätter, Stoll, 1913). Ферменты этого комплекса действуют на последней стадии синтеза хлорофилла, присоединяя фитол к хлорофиллиду, а при деградации отщепляют фитол, после чего молекула хлорофилла выходит из липидной фазы и достаточно быстро подвергается дальнейшему

распаду. Известно, что в листьях, закончивших рост, синтез белка и хлорофилла очень замедлен (Perkins, Roberts, 1960; Чайка, Савченко, 1973, и др.). Кроме того, температура, подавляющая работу хлорофиллазы-синтетазы, значительно ниже, чем хлорфиллазы-гидролазы (Ellsworth et al., 1976, и др.).

Подавление активности хлорофиллазы-гидролазы должно привести к торможению распада хлорофилла. Действительно, в ряде работ показано, что ингибиторы синтеза белка — циклогексимид и хлорамфеникол (Abrams, 1974) — и нагрев при 45° подавляют деградацию хлорофилла и активность хлорофиллазы-гидролазы (Sabater, Rodriguez, 1978.). Детальное исследование действия нагрева на содержание хлорофилла в листьях ячменя провели Sabater и Rodriguez (1978); они нагревали листья в течение 45 ч при 26, 32, 37, 42 и 48°, затем определяли активность выделенной из этих листьев хлорофиллазы-гидролазы. После прогрева при 32 и 37° активность фермента усиливалась, после прогрева при 42 и 48° — подавлялась полностью. Интересные данные получила M. Holden (1961, 1963, 1965), изучая свойства хлорофиллазы, выделенной из листьев сахарной свеклы. Она показала, что оптимум работы хлорофиллазы-гидролазы находится при 30°. При 35—40° активность фермента начинает снижаться, а при 45—50° полностью подавляется. Температурные интервалы, установленные для работы хлорофиллазы-гидролазы в исследованиях Sabater и Rodriguez (1978) и Holden (1961, 1963, 1965), очень сходны с теми, которые были и в наших экспериментах. Полное подавление деградации хлорофилла в листьях пшеницы наблюдалось нами при 44—46°. Следует сказать, что хроматографический анализ вытяжек из листьев контрольных вариантов и листьев, прогретых в оводненном и подсушенном состояниях, показал, что зеленая окраска была обусловлена только хлорофиллом, присутствие хлорофиллида обнаружено не было.

Распад хлорофилла в клетках может осуществляться и путем фотоокисления при действии света высокой интенсивности. Однако, анализируя результаты наших опытов и сопоставляя их с литературными данными, следует признать, что наблюдаемые нами изменения в содержании хлорофилла под влиянием обезвоживания и нагрева происходят путем ферментативным, а не фотохимическим, так как по мере повышения температуры нагрева степень деградации хлорофилла в наших опытах снижалась, чего не должно быть при фотоокислении. После того как под действием хлорофиллазы-гидролазы начнется акт разрушения хлорофилла, следуют дальнейшие этапы его распада, которые мало изучены.

Существенные различия в характере изменений содержания хлорофилла в результате нагрева обезвоженных листьев у засухоустойчивых и засухочувствительных сортов, возможно, обусловлены тем, что при выходе воды из клетки засухоустойчивого сорта происходит повышение жесткости и термостабильности молекул хлорофиллазы-гидролазы. Это может происходить в результате присоединения к молекулам белков лиганд, например, сахаров. Известно, что в период засухи содержание растворимых сахаров в листьях растений повышается (Iljin, 1929; Hsiao, 1973, и др.). Возможно, что и увеличение термостабильности функции движения протоплазмы при выходе воды из клеток устойчивых к засухе сортов и дикорастущих растений связано также со снижением конформационной гибкости белков, ответственных за осуществление этой функции.

Таким образом, сопоставление полученных нами данных с литературными дает возможность допустить, что различие между засухоустойчивыми и засухочувствительными сортами пшеницы заключается не только в разной клеточной устойчивости к обезвоживанию, но и в разной устойчивости к высокой температуре при недостатке воды. В основе этих различий, вероятно, лежит разная способность клеток и клеточных белков реагировать на дегидратацию. У засухоустойчивых растений при этом происходит стабилизация белковых молекул, что делает их более устойчивыми к различным денатурирующим агентам.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. (1975). Клетки, макромолекулы и температура. Л. — Андрущенко А. В. (1970). Жаростойкость сортов ячменя в условиях Куйбышевской области. В кн.: Тр. аспирантов и молодых научн. сотр. ВИР, 15. — Володин А. Н. (1951). Жаростойкость некоторых ксерофитов в природной обстановке. Бюл. МОИП, отд. биол., 56, 1. — Завадская И. Г. (1971). О повышении устойчивости клеток злаков к повторному обезвоживанию. Бот. ж., 56, 1. — Завадская И. Г., Антропова Т. А. (1979). О «парадоксальном» эффекте при действии высоких температур на листья некоторых высших растений. Цитология, 21, 1. — Завадская И. Г., Денько Е. И. (1966). Влияние обезвоживания на теплоустойчивость растительных клеток. Бот. ж., 51, 5. — Завадская И. Г., Денько Е. И. (1968). О влиянии недостаточного водоснабжения на устойчивость клеток листьев некоторых памирских растений. Бот. ж., 53, 6. — Завадская И. Г., Денько Е. И. (1977). Устойчивость клеток листьев растений Западного Памира, произрастающих на сухих и влажных почвах, к повреждающим факторам. В кн.: Пробл. бот., 13. — Зелепухин В. Д. (1969). Изменение содержания хлорофилла в листе при экстремальных воздействиях. Физиол. раст., 16, 3. — Залепухин В. Д., Залепухин И. Д. (1967). Содержание хлорофилла и водный режим листа. Физиол. раст., 14, 1. — Камия Н. (1962). Движение протоплазмы. М. — Кушниренко М. Д., Крюкова Е. В., Печерская С. Н., Канаш Е. В. (1977). Влияние водного стресса на состояние хлоропластов растений различных экологических типов. Изв. АН МолдССР, сер. биол. и хим. наук, 3. — Максимов Н. А. (1952). Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений, 2. — Недялков Н., Стойнова Е. (1978). Влияние атразина на оводненность и состояние воды в листьях кукурузы, количество пластидных пигментов и интенсивность транспирации и фотосинтеза в зависимости от почвенной влажности. Физиология на растенията, 4, 1. — Олейникова Т. В., Углов П. Д. (1962). Теплоустойчивость протоплазмы клеток у ряда сортов яровой пшеницы. Бот. ж., 47, 3. — Руководство по апробации сельскохозяйственных культур. (1947). 1. Зерновые культуры. М. — Севрова О. К., Новоселова А. Н. (1972). О связи хлорофилла с белково-липоидным комплексом у адаптированных к высокой температуре растений. В кн.: Физиологические механизмы адаптации и устойчивости у растений. 1. Новосибирск. — Туманов И. И. (1926). Недостаточное водоснабжение и завядание растения как средства повышения его засухоустойчивости. Тр. прикл. бот., ген. сел., 16, 4. — Тухтаев А. С. (1976). Сезонные изменения теплоустойчивости клеток некоторых ксерофитов в условиях культуры на Чартакских адырах Ферганской долины. ДАН УзССР, 5. — Тухтаев А. С. (1977а). Зависимость теплоустойчивости клеток некоторых ксерофитов от температурного и водного режимов. В кн.: Биология и экология полезных дикорастущих растений Узбекистана. Ташкент. — Тухтаев А. С. (1977б). Теплоустойчивость клеток растений различных экологических групп, вводимых в культуру на Чартакских адырах Ферганской долины. В кн.: Вопросы ботанических исследований в Узбекистане. Ташкент. — Тухтаев А. С. (1978). О теплоустойчивости клеток некоторых мезофитов и ксерофитов, вводимых в культуру на Чартакских адырах Ферганской долины. ДАН УзССР, 2. — Фалькова Т. В. (1969). Влияние температуры среды и водного дефицита листьев на протоплазматическую теплоустойчивость некоторых видов семейства жимолостных. Бюл. Никитск. бот. сада, 4. — Фалькова Т. В. (1973). Сезонные изменения теплоустойчивости клеток высших растений в условиях субтропиков средиземноморского типа. Бот. ж., 58, 10. — Фалькова Т. В. (1975). Тепловая закалка клеток высших растений в условиях полусухих субтропиков. Экология, 1. — Фалькова Т. В., Галушко Р. В. (1974). Сезонные изменения протоплазматической теплоустойчивости *Daphne laureola* L. на Южном берегу Крыма. Экология, 6. — Чайка М. Т., Савченко Г. Е. (1973). Метаболизм пигментов в процессе развития зеленого листа. В кн.: Формирование пигментного аппарата фотосинтеза. М. — Arnon D. I. (1949). Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. Plant Physiol., 24, 1. — Abrams G. J. von. (1974). An effect of ornithine on degradation of chlorophyll and protein in excised leaf tissue. Z. Pflanzenphysiol., 72, 5. — Botha F. C., Botha P. J. (1979). The effect of water stress on the nitrogen metabolism of two maize lines. II. Effects on the rate of protein synthesis and chlorophyll content. Z. Pflanzenphysiol., 94, 2. — Bourque D. P., Naylor A. W. (1971). Large effects of small water deficits on chlorophyll accumulation and ribonucleic acid synthesis in etiolated leaves of jack bean (*Canavalia ensiformis* (L.) DC.). Plant Physiol., 47, 4. — Colin M., Thimann K. V. (1972). The role of protein synthesis in the senescence of leaves. I. The formation of protease. Plant Physiol., 49, 1. — Duysen M. E., Freeman T. P. (1974). Effects of moderate water deficit (stress) on wheat seedling growth and plastid pigment development. Physiol. Plantarum, 31, 4. — Duysen M. E., Freeman T. P. (1976). Promotion of plastid pigment accumulation in water stressed wheat leaf sections by hormone treatment. Amer. J. Bot., 63, 8. — Dwivedi S., Kar M., Mishra D. (1979). Biochemical changes in excised leaves of *Oryza sativa* subjected to water stress. Physiol. Plantarum, 45, 1. — Ellsworth R. K., Tsuk R. M., Pierre L. A. (1976). Studies on chlorophyllase. IV. Attribution of hydrolytic and esterifying «chlorophyllas» activities observed in vitro to two enzymes. Photosynthetica, 10, 2. — Holden M. (1961). The breakdown

of chlorophyll by chlorophyllase. Biochem. J., 78, 2. — H o l d e n M. (1963). The purification and properties of chlorophyllase. Photochem. Photobiol., 2, 1. — H o l d e n M. (1965). Chlorophylls. In: Chemistry and Biochemistry of Plant Pigments. N. Y. — H s i a o T. C. (1973). Plant response to water stress. Ann. Rev. Plant Physiol., 24. — I l j i n W. S. (1929). Standortsfeuchtigkeit und der Zuckergehalt in den Pflanzen. Berlin. — I t a i Ch., B e n z i o n i A. (1974). Regulation of plant responses to high temperature. In: Mechanisms of Plant Grow. Bul. 12. Royal Soc. New Zealand. Wellington. — P e r k i n s H. Y., R o b e r t s D. W. A. (1960). Chlorophyll biosynthesis in wheat leaves. Biochem. Biophys. Acta, 45, 3. — R a n d a l l S. A., F i s c u s E. L., N a y l o r A. W. (1975). The effects of water stress on the development of the photosynthetic apparatus in greaning leaves. Plant Physiol., 55, 2. — R a n d a l l S. A., T h o r n b e r Y. P., F i s c u s E. L. (1977). Water stress effects on the content and organization of chlorophyll in mesophyll and bundle sheath chloroplasts of maize. Plant Physiol., 59, 3. — S a b a t e r B., R o d r i g u e z M. T. (1978). Control of chlorophyll degradation in detached leaves of barley and oat through effect of kinetin on chlorophyllase levels. Physiol. Plantarum, 43, 3. — S p y r o p o u l o s C., M a v r o m m u t i s M. (1978). Effects of water stress on pigment formation in Quercus species. J. Exp. Bot., 29, 109. — W i l l s t ä t t e r R. A., S t o l l A. (1913). Investigations in chlorophylls. Lancaster.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 6 XII 1979.

S U M M A R Y

The influence of dehydration of the detached leaves on the initial thermoresistance of the function of protoplasma streaming in the droughtresistant and droughtsensitive sorts of wheat (10), oats (5), and soy-bean (2) as well as on the chlorophyll content in two wheat sorts — Eritrospermum 841 and Diamant has been studied.

The dehydration of all droughtresistant sorts causes the increase of the initial thermoresistance of the function of protoplasma streaming, whereas in the droughtsensitive sorts this function is not affected.

The chlorophyll content in the leaves of wheats s. Eritrospermum 841 and Diamant is similar. In three days after 30-minutes heating (44—46°) of leaves of the droughtsensitive sort Diamant the chlorophyll degradation is slowed down both in control (watered) and dehydrated leaves. In Eritrospermum 841 after dehydration the heating only slightly slows down the decay of chlorophyll, while in control leaves after heating them at 46° degradation of chlorophyll is stopped completely.

It is supposed, that after dehydration of leaves of the droughtresistant sorts of wheat thermoresistance of the proteins responsible for performing the function of protoplasma streaming increases as well as heatresistance of the enzymes of chlorophyllase-complex providing the degradation of the chlorophyll.

УДК 581.9 : 551.794 (470.41)

В. Т. Шаландина

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ИСТОРИИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ЗАКАМСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ ТАТАРИИ В ГОЛОЦЕНЕ

V. I. SHALANDINA. MAIN DEVELOPMENTAL STAGES OF THE HOLOCENE VEGETATIONAL COVER IN ZAKAMSKAYA FOREST-STEPPE IN TATAR

На основе данных спорово-пыльцевого анализа торфяно-озерных отложений восстанавливается история развития растительного покрова Закамской лесостепи в голоценовое время. Отмечено своеобразие развития растительности Западного и Восточного Закамья, показано формирование основных лесных формаций. Проведенные исследования позволили выявить широкое распространение ели в Восточном Закамье начиная с древнего голоцена. Изучение истории растительного покрова Закамской лесостепи дало возможность понять многие черты современной растительности.

Территория Татарской АССР расположена на границе подзон южной тайги и лесостепи. Своеобразная растительность Татарии — южный тип тайги и дубравы, луговые степи и поймы Волги, Камы и других рек — привлекала внимание таких ботаников, как С. И. Коржинский, П. Н. Крылов, Б. А. Келлер, Н. А. Буш, А. Я. Гордягин, В. И. Баранов и др.

Закамье — один из районов Татарии, отличающийся своеобразными природными особенностями и растительным покровом. Закамьем называется часть территории Татарской республики, расположенная к югу от р. Камы и к востоку от р. Волги. Первый исследователь Закамья С. И. Коржинский (1888) считал, что растительность этого района отличается от растительности районов, лежащих к северу от Камы, двумя наиболее характерными чертами — отсутствием ели и пихты в лесах и наличием степей, т. е. площадей, искони безлесных, покрытых степными ассоциациями. Более поздние тщательные исследования растительности Закамья М. В. Маркова (1935, 1939) выявили нахождение пихтово-еловых лесов, приуроченных к верхней и второй надпойменным террасам р. Камы. Отдельные ели встречены и среди лиственных насаждений на водораздельном плато, непосредственно прилегающем к Камской долине. Леса Закамья представлены главным образом формацией широколиственного леса; коренной ассоциацией их является липо-дубняк снытевый. Важную роль в растительности Закамья, по данным Маркова, играют степные ассоциации: луговая, каменистая и кустарниковая степи. Именно здесь, в Закамье, решался классический вопрос о взаимоотношении леса и степи в связи с установлением северной границы чернозема, пересекающей территорию Татарии. Этот старый вопрос, интересовавший многих известных ученых, освещался ранее с позиций флористических исследований. С развитием метода спорово-пыльцевого анализа для решения этого вопроса стали привлекать и палинологические данные, которые могут дать непосредственную картину взаимоотношения леса и степи в прошлом (Чигуряева, 1946; Пьявченко, 1950, 1958; Сукачев, 1951; Артюшенко, 1970; Банникова, Соколовская, 1971 и др.).

Палеоботанические материалы Е. Н. Анановой (1954, 1966) позволили подойти к решению вопроса о происхождении и развитии степей. Степи как ландшафт на водораздельных пространствах Европейской равнины появились вследствие аридизации климата. Самостоятельные группировки травянисто-кустарничковой растительности были представлены преимущественно лебедовыми, злаками, полынями, в меньшей мере — разнотравьем (эфедрой, бобовыми, гвоздичными, зонтичными и др.). На территории Ульяновско-Куйбышевского Поволжья и на широте нижней Камы (территория Закамья Татарии) степные ассоциации сформировались в апшеронское время плиоцена. В течение четвертичного периода в связи с похолоданием и увлажнением климата наблюдалось неоднократное наступление леса на степь. Современные степи Европейской равнины, полагает Ананова, есть результат трансформации плиоценовых степей.

Представление об истории растительного покрова Закамья Татарии в голоцене слабо обосновано материалами палеоботанических исследований, имеются лишь фрагментарные данные В. И. Баранова (1947) и Н. И. Пьявченко (1950). В работе Баранова приведена спорово-пыльцевая диаграмма разреза Кулигаша — самого большого болотного массива, расположенного на востоке Татарии. Анализ торфа с Кулигаша показал значительное распространение в прошлом темнохвойных пород, в особенности ели. Сейчас окружающая болото местность почти безлесна и в оставшихся хвойно-широколиственных лесах ель является редким деревом. Среди исследованных Пьявченко (1950) болот Среднего Поволжья два торфяных болота были расположены на территории Закамья (Алексеевский р-н), позже они оказались затопленными водами Куйбышевского водохранилища. В развитии лесов исследуемого района выявлена только одна фаза — сосново-широколиственные леса. Торфяные болота Среднего Поволжья Пьявченко считал молодыми, относя их образование к началу среднего голоцена, но отмечал, что не исключена возможность обнаружения отдельных болот и более древнего возраста, возникших под влиянием благоприятного сочетания местных факторов. Таковы до недавнего времени были сведения по истории растительного покрова лесостепи Татарии в голоцене.

Между тем изучение истории растительности голоцена этого района Татарии, характеризующегося своим контактом участков темнохвойной тайги и лесостепи, несомненно представляет большой интерес. В настоящей работе излагаются основные этапы развития растительного покрова Закамья в голоцене. Последние страницы в истории растительности этого края особенно убедительно документируют местные торфы.

Для выяснения особенностей развития растительного покрова Западного и Восточного Закамья [1] мы исследовали 7 торфяников. Почти все они низинного типа: континентальный климат и сильная дренированность водоразделов при большом развитии речной сети позволяют развиваться болотам только в речных долинах Камы и ее притоков. Местонахождения исследованных разрезов следующие: скв. 8 — близ пос. Игим Мензелинского р-на, скв. 9 — близ дер. Арбузов Баран Алексеевского р-на, скв. 10 — у сел. Татарское Ахметьево Алькеевского р-на, скв. 11 — близ сел. Кульшарипово Альметьевского р-на, скв. 12 — близ дер. Ясак Черемшанского р-на, скв. 13 — близ дер. Биклянь Тукаевского р-на и скв. 14 — близ дер. Ялтау Лениногорского р-на (рис. 1).

Результаты спорово-пыльцевого анализа образцов торфа из этих скважин сведены в таблицу. Полученные материалы дали возможность судить об изменениях растительного покрова, о его становлении, а также позволили воссоздать ландшафты Закамья и осветить вопрос взаимоотношения лесной и степной растительности в голоценовое время. Как показали результаты исследования торфяников, развитие растительности происходило разными путями в Западном и Восточном Закамье.

---

[1] Граница между Западным и Восточным Закамьем проходит по р. Шешме.



Рис. 1. Картосхема расположения исследованных разрезов.

Для иллюстрации и обоснования различий в истории растительности приведены две спорово-пыльцевые диаграммы. Основные этапы развития растительного покрова Западного Закамья иллюстрирует спорово-пыльцевая диаграмма отложений скв. 10 (рис. 2), Восточного Закамья — спорово-пыльцевая диаграмма отложений скв. 12 (рис. 3).

Реконструкция растительности Закамья в голоцене проведена с учетом поправочных коэффициентов и коэффициентов корреляции (Николаева, Шаландина, 1973). В истории голоцена растительного покрова Закамья намечено три крупных этапа.

Первый этап развития растительности соответствует древнему голоцену. Это время отложения органо-минеральных образований под торфяной залежью.

Территория Татарии расположена за пределами последнего (валдайского) оледенения, в экстрагляциальной области. Но холодное дыхание валдайского оледенения сказалось на развитии растительности Татарии, и в частности Закамья. Считается, что климат древнего голоцена был холодным и довольно суровым, сходным с климатом конца оледенения. Однако в Среднем Поволжье климатические условия этого времени были достаточно теплыми и сухими для распространения *Quercus robur*, *Tilia cordata* и *Ulmus laevis*.

Спорово-пыльцевые спектры древнего голоцена [2] свидетельствуют, что на территории Закамья существовали лесостепные ландшафты, сходные с ландшафтами «холодных» степей более западных областей Русской равнины. Как известно, в древнем голоцене была весьма четко выражена широтная зональность растительного покрова. Закамье Татарии, по данным М. И. Нейштадта (1957), располагалось в полосе светлохвойных сосновых лесов. Проведенные нами исследования торфяников Татарии позволили уточнить эти сведения. В конце древнего голоцена бо́льшая часть Западного Закамья (водоразделы и возвышенности) была занята степной

[2] Количество пыльцы и спор в спорово-пыльцевых спектрах отложений Западного и Восточного Закамья приводится в таблице. Все последующее изложение материала основано на данных этой таблицы.

Состав спорово-пыльцевых спектров голоценовых отложений Закамской лесостепи (в %)

Состав пыльцы и спор	Западное Закамье				Восточное Закамье			
	поздний голоцен	средний голоцен	ранний голоцен	древний голоцен	поздний голоцен	средний голоцен	ранний голоцен	древний голоцен
Общий состав								
Пыльца деревьев и кустарников	(41.6—64.8)/55.2*	(41.0—63.4)/53.0	(48.3—70.1)/56.2	31.8	(38.2—77.2)/56.9	(7.9—77.2)/52.4	(17.0—72.0)/44.1	(14.0—65.4)/34.9
Пыльца трав и кустарничков	(12.3—35.9)/22.8	(8.9—27.5)/15.5	(5.5—18.0)/13.9	55.7	(5.9—41.6)/20.2	(3.5—88.0)/24.8	(6.0—71.7)/31.6	(3.3—74.6)/39.3
Споры	(13.8—30.8)/22.0	(22.1—41.0)/31.5	(21.2—40.0)/29.9	12.5	(8.6—46.2)/22.9	(3.0—47.0)/22.8	(1.4—48.6)/24.3	(9.1—52.7)/25.8
Пыльца деревьев и кустарников								
Abies sibirica Ledeb.	(0—1.8)/0.4	(0—1.1)/0.08	—	—	(0—3.1)/0.6	(0—3.6)/0.6	—	—
Picea abies (L.) Karst.	(0—15.8)/3.9	(0—3.4)/0.8	—	—	(0—9.5)/0.7	(0—10.5)/2.6	—	—
P. obovata Ledeb.	(3.3—7.1)/4.3	(0.8—8.2)/3.0	(0—3.8)/1.2	0.7	(0—12.3)/4.5	(0—13.2)/4.2	(0—4.3)/1.5	(3.5—59.6)/25.6
Pinus sylvestris L.	(28.7—77.9)/57.3	(25.0—65.8)/43.0	(17.9—64.6)/31.5	17.5	(37.3—68.0)/52.5	(42.6—78.6)/58.2	(5.1—88.0)/60.6	(33.8—74.0)/46.5
Betula pendula Roth	(0—3.7)/1.2	(0—10.9/3.1	(0—9.0)/3.5	1.1	(0—6.1)/1.5	(0—9.0)/1.2	(0—6.8)/1.2	(0—3.5)/0.7
B. pubescens Ehrh.	(4.7—34.2)/12.0	(0—48.0)/27.3	(13.6—63.5)/43.0	74.2	(4.3—42.2)/21.2	(0—34.0)/12.8	(1.9—76.2)/24.0	(0—22.0)/8.9
B. humilis Schrank	(0—3.7)/1.7	0—2.8)/1.5	(0—2.7)/1.1	—	(0—4.6)/1.4	—	(0—30.0)/3.2	(0—4.5)/0.9
Betula sp.	(0—3.4)/0.9	(0—1.8)/0.3	(0—0.8)/0.08	—	(0—4.0)/0.7	—	—	(0—3.0)/0.2
Alnus glutinosa (L.) Gaertn.	(0—7.4)/2.2	(0—15.0)/7.8	(0.7—14.8)/7.1	0.7	(0—10.0)/3.3	(1.0—29.3)/7.0	(0—12.2)/3.5	(0—39.4)/8.4
A. incana (L.) Moench	(0—3.4)/1.8	(0—8.3)/3.6	(0—6.4)/3.4	0.7	(0—3.1)/0.5	(0—6.5)/0.1	(0—2.2)/0.4	(0—12.8)/1.2
Corylus avellana L.	(0.7—2.8)/1.4	(0—2.9)/0.8	(0—3.8)/0.8	1.4	(0—3.6)/1.3	(0—4.3)/1.4	(0—6.8)/0.7	(0—17.2)/1.7
Quercus robur L.	(1.8—6.3)/3.6	(0.7—4.0)/1.8	(0—3.8)/0.8	0.7	(0—6.5)/2.2	(0—6.5)/1.1	(0—5.1)/1.2	(0—4.9)/1.1
Ulmus laevis Pall.	(0—10.2)/2.2	(0—5.1)/1.7	(0—3.2)/1.0	—	(0—3.1)/1.1	(0—3.2)/0.7	—	(0—0.6)/0.03
U. scabra Mill.	(0—3.4)/1.3	(0—8.0)/1.8	(0—5.6)/1.1	—	(0—9.8)/1.7	(0—10.4)/2.0	(0—2.5)/0.7	(0—6.9)/1.4
Tilia cordata Mill.	(0.8—6.8)/4.7	(0—6.7)/2.6	(0—4.2)/1.4	0.7	(1.8—17.9)/5.8	(1.6—23.1)/7.0	(0—4.2)/1.1	(0—11.5)/3.3
Salix sp.	(0—2.8)/1.1	(0—5.5)/1.1	(0—11.8)/4.1	2.0	(0—3.6)/0.9	(0—5.1)/1.1	—	(0—3.4)/0.1
Acer cf. *platanoides* L.	(0—0.6)/0.06		—	—	—	—	—	—

* В числителе — пределы колебаний, в знаменателе — среднее содержание.

Состав пыльцы и спор	Западное Закамье				Восточное Закамье			
	поздний голоцен	средний голоцен	ранний голоцен	древний голоцен	поздний голоцен	средний голоцен	ранний голоцен	древний голоцен
Пыльца трав и кустарничков								
Ephedra sp.	—	—	(0—1.8)/0.2	0.4	(0—4.0)/0.3	(0—3.4)/0.3	(0—12.2)/2.0	(0—4.1)/0.6
Poaceae	(0—20.0)/5.2	(0—13.0)/7.4	(0—46.0)/9.5	—	(1.6—33.3)/1.29	(3.3—54.5)/18.3	(0—23.2)/6.1	(0—10.5)/7.1
Cyperaceae	(36.4—64.8)/54.3	(17.0—48.9)/35.9	(0—38.0)/20.3	0.8	(0—69.0)/28.0	(3.3—44.0)/20.3	(0—38.1)/7.2	(0—2.5)/1.1
Chenopodiaceae	(2.6—20.0)/9.3	(0—10.2)/4.9	(0—18.1)/7.1	94.5	(0.4—22.9)/8.1	(2.3—38.1)/11.8	(2.0—47.0)/22.1	(0—72.5)/54.7
Artemisia sp.	(9.8—20.0)/16.4	(6.0—30.8)/18.9	(12.0—68.0)/30.4	3.5	(2.0—60.0)/17.2	(3.3—56.6)/25.1	(18.6—66.8)/37.2	(0—51.8)/24.4
Разнотравье	(2.5—42.9)/14.8	(15.7—50.2)/32.9	(7.9—50.8)/32.5	0.8	(7.1—78.2)/31.5	(10.0—36.0)/24.2	(16.3—39.0)/23.4	(0—24.3)/11.7
Споры								
Bryales	(6.7—86.7)/44.6	(5.1—51.8)/31.4	(0—72.7)/36.0	31.0	(2.3—75.6)/26.6	(2.4—61.6)/21.3	(2.1—52.9)/21.7	(4.4—81.0)/35.6
Sphagnales	(0—78.7)/10.1	(0—3.4)/0.5	(0—2.4)/0.4	—	(0—94.2)/39.1	(0—2.4)/0.4	(0—8.7)/1.0	(0—2.5)/0.3
Botrychium lunaria (L.) Sw.	—	—	(0—8.9)/1.9	—	—	(0—2.4)/0.1	(0—4.2)/0.3	(0—14.7)/3.9
Ophioglossum sp.	—	—	—	—	—	(0—2.4)/0.1	(0—4.8)/0.8	—
Polypodiaceae	(2.1—89.5)/41.3	(45.7—92.2)/65.2	(27.3—90.2)/56.8	69.0	(0.5—78.2)/29.4	(30.7—87.7)/67.0	(34.8—92.6)/63.0	(17.5—89.4)/58.0
Pteridium aquilinum (L.) Kuhn ex Decken	(0—9.4)/3.2	(0—8.0)/2.6	(0—30.0)/4.7	—	(0—22.3)/3.4	(0—14.6)/8.6	(0—41.7)/10.6	(0—6.7)/1.4
Equisetum sp.	—	(0—2.0)/0.1	(0—0.8)/0.08	—	(0—4.9)/0.6	(0—6.5)/0.6	—	—
Lycopodium annotinum L.	—	—	—	—	(0—6.8)/0.2	—	—	(0—2.4)/0.2
L. clavatum L.	(0—2.4)/0.6	(0—1.4)/0.2	(0—1.1)/0.1	—	(0—11.1)/0.7	(0—9.1)/1.9	(0—9.6)/2.0	(0—6.0)/0.6
L. complanatum L.	(0—1.6) /0.2	—	—	—	—	—	(0—8.7)/0.6	—

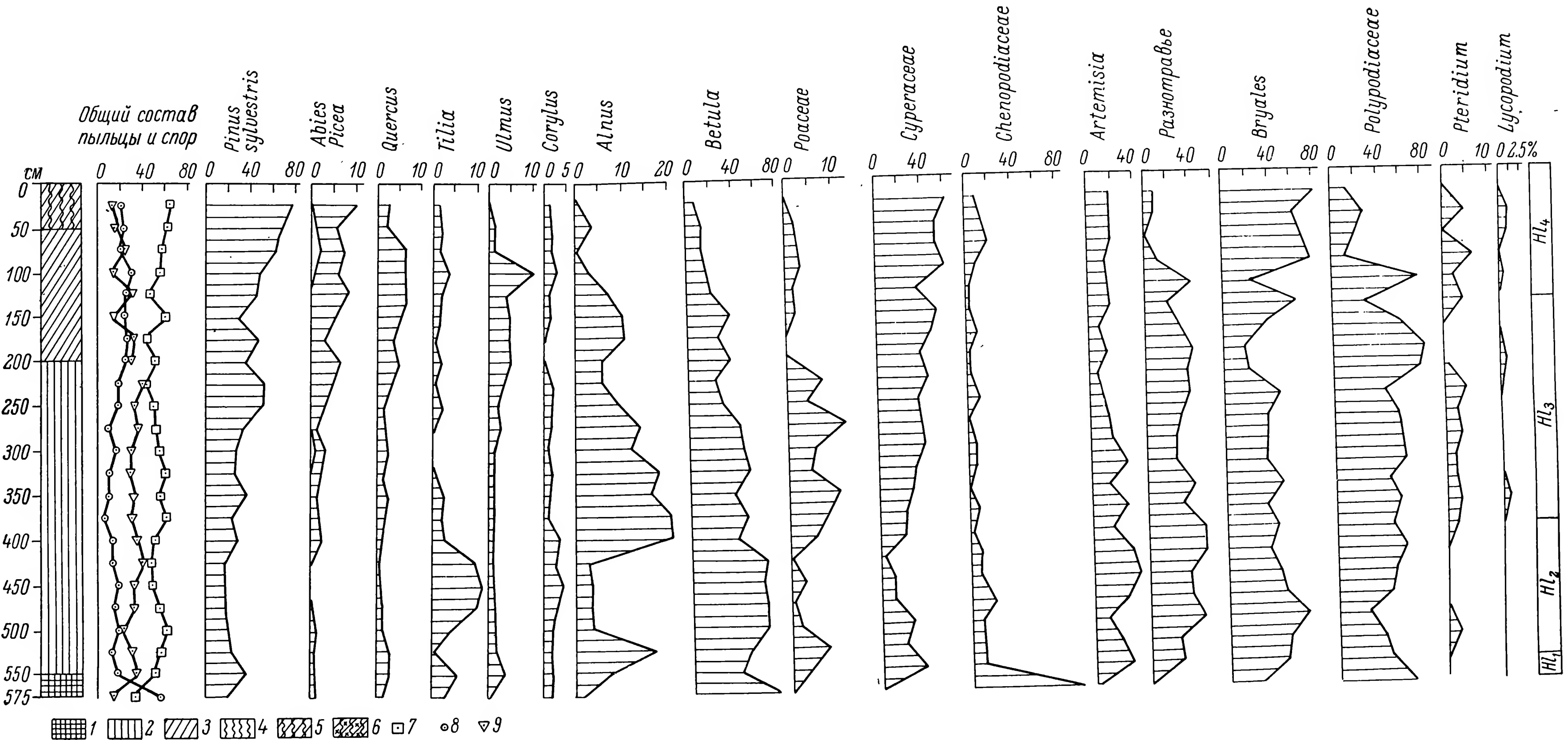


Рис. 2. Спорово-пыльцевая диаграмма отложений скв. 10.

Здесь и на рис. 3: *1* — сапропель, *2* — древесный торф, *3* — осоковый торф, *4* — тростниковый торф, *5* — осоково-тростниково-древесный торф, *6* — осоково-хвощево-тростниковый торф, *7* — пыльца древесных пород, *8* — пыльца трав и кустарничков, *9* — споры.

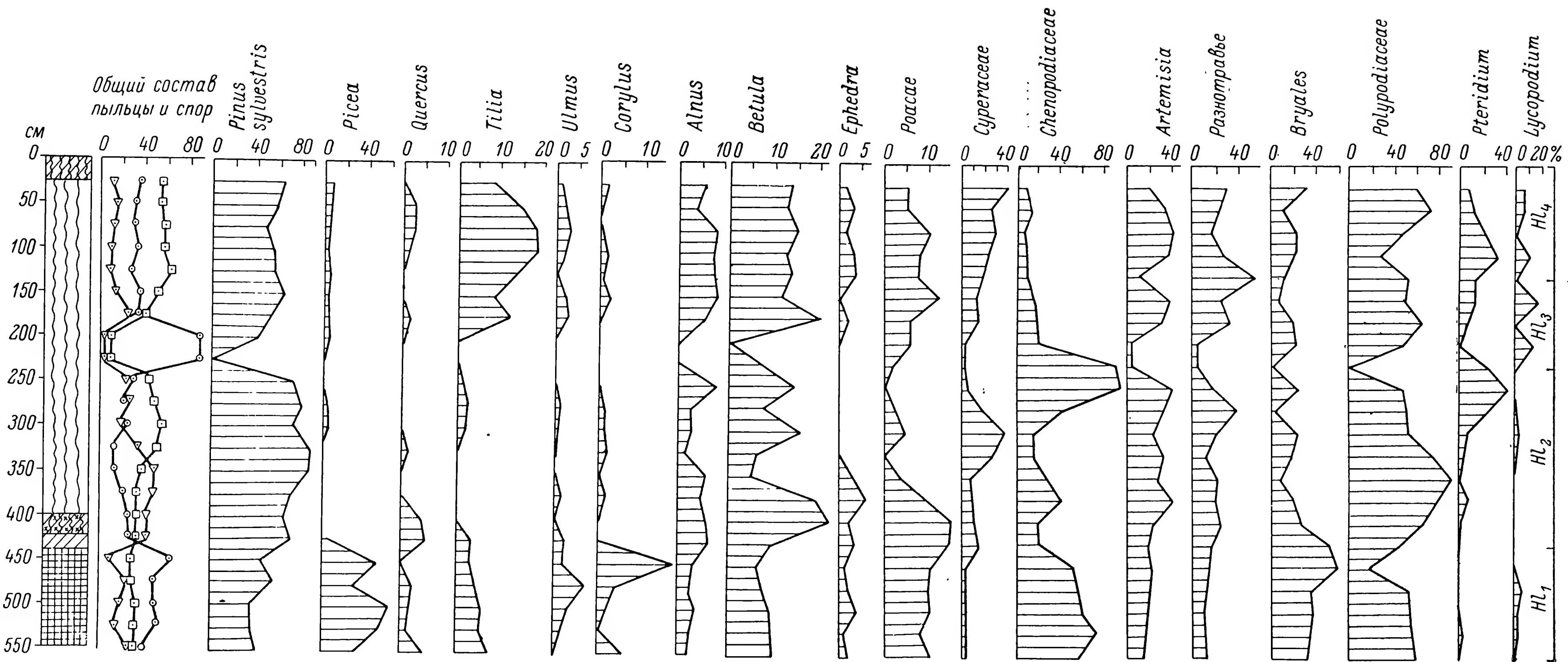


Рис. 3. Спорово-пыльцевая диаграмма отложений скв. 12.

растительностью ксерофильного характера, что подтверждается преобладанием пыльцы травянистых растений, среди них — *Chenopodiaceae* и *Artemisia*. Незначительную подчиненную роль в растительном покрове Западного Закамья играли лесные ценозы. Это были, по-видимому, небольшие «острова» лесов из *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens* на более влажных местообитаниях. Небольшое участие в них принимали *Quercus robur* и *Tilia cordata*.

Состав спорово-пыльцевых спектров исследованных торфяников, а также особенности рельефа и почв Восточного Закамья позволяют предполагать распространение в древнем голоцене полынно-маревых ассоциаций и луговых и каменистых степей. Так же, как и в Западном Закамье, водоразделы и повышенные формы рельефа здесь были заняты ксерофильными полынно-маревыми ассоциациями. На водоразделах же злаково-разнотравные ассоциации образовывали, вероятно, луговые степи. К каменистым и щебнистым склонам были приурочены, по-видимому, участки каменистой степи с *Ephedra*. Уже в древнем голоцене отмечается более ксерофильный характер растительного покрова Восточного Закамья. Безлесные участки чередовались с «островами» лесов, образованных в основном *Pinus sylvestris*. Березовые леса на востоке Закамья играли незначительную роль. Своеобразие лесной растительности Восточного Закамья состоит в распространении здесь лесов из *Picea*. Эдификатором темнохвойных ценозов была *Picea obovata*. Исследуя расселение *P. obovata* на юго-западной границе ареала, В. С. Порфирьев (1970) считает, что путями распространения ее на юг служили поднятия, сложенные карбонатными породами. В Закамье отроги Бугульминской возвышенности доходят почти до Камы. Распространение *P. obovata* в исследованных районах совпадает с развитием карбонатных почв. *Picea* поселилась, вероятно, в пониженных участках рельефа, т. е. в местообитаниях с достаточной влажностью и более плодородными почвами. В древнеголоценовых лесах Восточного Закамья также произрастали *Quercus robur*, *Ulmus laevis*, *U. scabra* и *Tilia cordata*. Участие широколиственных пород в древнеголоценовых лесах Татарии подтверждает правильность постановки вопроса об автохтонности дубрав лесостепи, поставленного в свое время рядом исследователей (Лавренко, 1939; Мильков, Докучаев, 1948; Берг, 1950; Кац, 1952, 1955, и др.). Распространению широколиственных пород в районе Закамья Татарии способствовали и менее суровые климатические условия в древнеголоценовое время.

Второй этап развития растительного покрова Закамья соответствует раннему голоцену. В это время в исследованных торфяных болотах начался процесс торфообразования. Резкое улучшение климатических условий около 10 300 лет назад обусловило распространение сосновых и березовых лесов во всей средней полосе Европы (Хотинский, 1969). Переход от древнего голоцена к раннему определяется по увеличению содержания пыльцы древесных пород и уменьшению содержания пыльцы травянистых растений как следствию увеличения площадей, покрытых лесом. Однако лесостепной ландшафт в раннеголоценовое время сохраняется. По мнению Д. А. Герасимова (1936), березово-сосновая лесостепь этого времени была подобна современной Западно-Сибирской лесостепи. Соотношение лесных и степных формаций было различным в Западном и Восточном Закамье.

В Западном Закамье, судя по изменению спорово-пыльцевых спектров, резко увеличилась роль лесных формаций, потеснивших ксерофильные степные ассоциации. Лесные формации были представлены преимущественно березовыми лесами, в меньшей мере — сосновыми. Сосновые леса занимали песчаные террасы рек Волги и Малого Черемшана, березовые (в основном из *Betula pubescens*) — более влажные почвы, чаще произрастая по берегам водоемов. Как показали результаты анализов, в это время увеличилась роль *B. pendula* — породы, более требовательной к почвенным и климатическим условиям. Потепление климата способствовало даль-

нейшему распространению широколиственных пород. Повышенное содержание пыльцы *Alnus* свидетельствует о произрастании ольшанников на влажных и заболоченных местах. Травянистая растительность стала более мезофильной. Преобладающими были, вероятно, злаково-разнотравные ассоциации (луговые степи). Роль марево-полынных ассоциаций заметно уменьшилась. Компонентом степных ценозов была *Ephedra*. Значительное содержание пыльцы *Cyperaceae* в раннеголоценовых спектрах указывает на развитие низинных болот в Западном Закамье.

Среди лесных формаций, имевших в Восточном Закамье незначительное распространение, преобладали сосновые боры. В виду увеличившейся сухости климата раннего голоцена резко уменьшилось участие *Picea*. Вероятно, в угнетенном состоянии еловые леса сохранялись в северной части Восточного Закамья (район скв. 13), где содержание пыльцы *Picea* в спектрах значительно выше, чем в других.

Данные спорово-пыльцевого анализа позволяют допустить, что на востоке Закамья были широко распространены луговые степи мезофильного характера (злаково-разнотравные). Так же, как и в предыдущее время, большие пространства по сравнению с Западным Закамьем занимают степные ассоциации с участием *Chenopodiaceae*, *Artemisia*, *Ephedra*.

Средний голоцен характеризуется значительным потеплением климата. Однако выраженность улучшения климата в разных широтах была неодинакова. Пьявченко (1950), исследуя торфяники лесостепи Среднего Поволжья, отмечал, что климат среднего голоцена этого района хотя и стал несколько влажнее и теплее, чем в предыдущий период, но не имел атлантического характера. Позже В. П. Гричук (1969) показал, что в пределах области к югу от 55° с. ш., где расположена лесостепная подзона Татарии, отклонения январских и июньских температур времени климатического оптимума от современных значений или совсем не отмечаются или они менее $\pm 1°$.

Среднему голоцену соответствует третий этап в развитии растительного покрова Закамья. В это время создаются оптимальные условия для распространения широколиственных пород на территории европейской части СССР. Вследствие низинного типа торфяной залежи большинства исследованных торфяников, к тому же осушенной и карбонатной, содержание пыльцы широколиственных пород в среднеголоценовых спектрах небольшое. Но, вероятно, широколиственные леса преобладали и на территории Закамья, так как они были доминирующими в растительном покрове в районе к северу от Камы (Шаландина, 1972) и к югу от Закамья (Пьявченко, 1950). Широколиственные леса имели, по-видимому, широкую экологическую амплитуду, расселяясь на пойме, на склонах речных долин и на водоразделах. Эдификатором широколиственных ценозов Закамья был *Quercus robur*. Большее участие *Ulmus scabra* отличает среднеголоценовые закамские леса от лесов, расположенных к северу от Камы.

В Западном Закамье наряду с широколиственными лесами были распространены сосновые и березовые леса, а также леса типа суборей. В это же время отмечается наибольшее распространение *Alnus glutinosa*, которая, по-видимому, росла в поймах рек и около водоемов, а *A. incana* в небольшом количестве входила в состав сосново-широколиственных лесов. Большее содержание пыльцы *Ulmus laevis* в спектрах Западного Закамья может свидетельствовать о более заметном его участии в составе дубрав и, возможно, о произрастании чистых вязовников, подобных тем, которые сохранились до сих пор в условиях повышенного увлажнения в нижней части пологих склонов водоразделов и на пойме. *Picea* и *Abies*, пыльца которых отмечена в незначительном количестве, по всей вероятности, отсутствовали в Западном Закамье. Перечисленные лесные формации чередовались со значительными по площади безлесными участками — лесостепной ландшафт сохранялся. Травянистая растительность была более мезофильной: преобладали, по-видимому, разнотравные или злаково-разнотравные ассоциации. Роль ксерофильных марево-полынных

ассоциаций заметно сократилась. Увлажнение климата в среднем голоцене способствовало возрастанию обилия *Cyperaceae* в травяном покрове болот.

Растительный покров Восточного Закамья имел несколько иной характер. Среди лесных формаций большую роль играли дубравы и сосновые боры — об их значительном распространении здесь свидетельствует большее содержание спор *Pteridium aquilinum* и *Lycopodium clavatum*. В составе водораздельных дубрав заметная роль принадлежит *Ulmus scabra*. Увеличение содержания пыльцы *Picea* в среднеголоценовых спектрах Восточного Закамья позволяет предполагать повышение роли темнохвойных ценозов в растительном покрове. Березовые леса здесь находились, видимо, в угнетенном состоянии будучи приуроченными, как и *Alnus*, в основном к зарастающим торфяникам.

Иным было и соотношение экологических групп травянистых растений. Степные ассоциации из *Artemisia* и *Chenopodiaceae* на востоке Закамья имели более значительное распространение, чем в Западном Закамье. Здесь отмечено также большее участие *Poaceae* в растительном покрове. Ксерофильные марево-полынные и злаково-разнотравные ассоциации, по-видимому, занимали открытые пространства между массивами широколиственных и сосновых лесов. Особенно широкое распространение степные ассоциации имели на юго-востоке Татарии (район скв. 14) — это, вероятно, связано с распространением черноземных и щебенчатых почв на плотных пермских породах. Пологие склоны водоразделов и водораздельных плато, а также крутые склоны водоразделов, сложенные карбонатными породами, мергелями, мергелистыми глинами, были заняты, вероятно, каменистой степью. В состав названных степных ассоциаций Восточного Закамья входила эфедра — характерный компонент степной флоры. Растительный покров Закамья в среднем голоцене от такового лесной зоны отличает большое участие в нем степных ассоциаций.

Сходный этап развития растительного покрова наблюдается и в позднем голоцене. При восстановлении позднеголоценовой растительности обращает на себя внимание сходство ее с современной растительностью. Увлажнение климата, начавшееся в среднем голоцене, продолжается и в позднем голоцене. Климат этого времени характеризовался похолоданием и увлажнением, что привело к господству *Picea* в лесной зоне европейской части СССР. В условиях Среднего Поволжья, отмечает Пьявченко (1950), эти климатические изменения имели, вероятно, небольшую амплитуду и хотя способствовали некоторому внедрению *Picea*, но не вызвали существенного сокращения широколиственных пород. Наоборот, как предполагает Пьявченко, в южных районах Поволжья уменьшение континентальности климата обусловило более широкое их распространение.

Сравнение позднеголоценовых спорово-пыльцевых спектров с субфоссильными спектрами показывает, что в позднем голоцене среди лесных формаций преобладали формации широколиственных лесов. Наибольшее за весь голоцен содержание пыльцы *Quercus robur* служит бесспорным доказательством преобладания дубрав в Западном Закамье. Дубовые и липово-дубовые леса покрывали в позднем голоцене громадные пространства Закамья. Значительное распространение имели и липняки, оформившиеся в качестве самостоятельной формации, вероятно, в среднем голоцене. Участки старого дубового леса, по данным Маркова (1935), до сих пор сохранились в 12 пунктах Закамья, из которых 8 находятся в Западном Закамье. В позднем голоцене широколиственные леса занимали в основном пологие склоны водоразделов и водораздельные плато. Среди позднеголоценовых лесных формаций Западного Закамья очень малую роль играли березовые леса. Большее распространение здесь по сравнению с предыдущим временем имели сосновые боры, росшие на песчаных террасах р. Волги и Малого Черемшана. На водоразделах они встречались реже. Спорово-пыльцевые исследования показали значительное распростране-

ние сосновых лесов в районе скв. 9. Здесь в недавнем прошлом достаточно широко были распространены сосновые боры. Их былое распространение доказывается и непосредственным изучением растительных остатков, находимых в культурном слое булгарских городищ. В. Д. Авдеев (1945) исследовал угли, оказавшиеся в основном сосновыми. П. Н. Крылов, посетивший Закамье в XIX в., встретил сосновые леса около дер. Арбузов Баран, т. е. в районе исследуемой скважины. Сейчас в непосредственной близости от дер. Арбузов Баран на водораздельном склоне, сложенном пермскими известняками, растут только единичные экземпляры сосны. Сосновые боры и сосна в смеси с лиственными породами сохранились в бассейне Малого Черемшана около дер. Чувашский Брод (район скв. 10). Вызывает сомнение большое содержание пыльцы ели в верхних спектрах торфяников Западного Закамья. Вероятно, это количество пыльцы — результат заноса из более северных предкамских районов, где ель была широко распространена в позднем голоцене. В настоящее время ель в Западном Закамье не растет. Не встречалась она, по данным П. Н. Крылова и С. И. Коржинского, и в конце XIX в.

Большое содержание пыльцы осоковых в позднеголоценовых спектрах свидетельствует о значительном распространении болот, площадь некоторых из них очень большая. Так, исследованное Сборно-Ахметьевское болото (скв. 10) является очень интересным по составу растительного покрова и одним из самых больших в Татарии. На основании приблизительно равного количества пыльцы ксерофильных растений (*Chenopodiaceae*, *Artemisia*) можно полагать, что как на западе, так и на востоке Закамья примерно одинаковые площади были заняты под ксерофильными ассоциациями. Возможно, это связано с большим влиянием человека на растительный покров Западного Закамья в позднем голоцене, в результате чего увеличились открытые безлесные площади. Часть пыльцы *Chenopodiaceae*, по-видимому, принадлежала сорнякам, сопровождавшим посевы.

Развитие растительности Восточного Закамья в позднем голоцене отличалось от такового Западного Закамья и было более сходно с лесной зоной Татарии. Среди лесных формаций Восточного Закамья по-прежнему преобладали широколиственные леса. Дубовые леса имели меньшее значение. Эдификаторная роль *Quercus robur* при движении с запада на восток падает в связи с увеличением континентальности климата, но увеличивается роль липовых лесов. Большее распространение на востоке Татарии имел *Ulmus scabra*. Роль березовых лесов здесь тоже незначительна. Характерной чертой позднеголоценовой растительности Восточного Закамья является широкое распространение *Picea*. Массивы темнохвойных лесов из *Picea obovata* с участием *Abies*, как и в древнем голоцене, доходили почти до современной южной границы республики. Остатками их являлись отдельные экземпляры *Picea*, обнаруженные еще в XVI в. между Кичуем и Заинском (Порфирьев С. И., 1943). В настоящее время южная граница *Picea* проходит севернее, по левому берегу Камы. В районе торфяников (скв. 11 и 12) сейчас нет и сосновых лесов, о недавнем существовании которых свидетельствует наличие спор *Pteridium aquilinum* и *Lycopodium*.

Недавнее, довольно значительное участие *Picea* и *Abies* в составе лесной растительности северо-востока Закамской лесостепи установлено на основании данных спорово-пыльцевого анализа торфа Игимского участка Кулигаша. Это предполагал и Баранов, проводивший ландшафтно-географическое изучение Кулигаша. Сейчас же только на низменной окраине Игимского бора встречаются группы старых елей в сопровождении зарослей черники, таежных видов мхов и плауна сплюснутого (Баранов, 1947). Кроме формаций широколиственных и хвойных — светлохвойных сосновых и темнохвойных пихтово-еловых лесов, в Восточном Закамье, по-видимому, существенным элементом растительности были хвойно-широколиственные леса — сосново-широколиственные и елово-широколиственные.

Изменения в развитии растительности в позднем голоцене могут быть правильно поняты с учетом нового фактора — хозяйственной деятельности человека. Антропогенный фактор вносил изменения в естественный процесс развития растительного покрова Закамья на протяжении всего голоцена. В палеолите и мезолите воздействие человека на растительность было небольшим вследствие малочисленности и кочевого образа жизни населения, судя по незначительности культурных остатков (Халиков, 1969). В эпоху неолита в Среднем Поволжье численность населения, перешедшего к кочевому образу жизни, увеличилась. Соответственно увеличилось и воздействие на растительный покров. Особенно сильное влияние на растительность Закамья оказывал человек в эпоху железа и в последующее время. В средние века в Западном Закамье сложилось государство Волжская Булгария. Придя в Закамье, булгары в степи встретили множество «ореховых деревьев» — больших кустов *Corylus avellana*, свидетельствующих о массовом истреблении лесов местными племенами (Авдеев, 1945). Восточное Закамье на протяжении голоцена испытывало меньшее антропогенное влияние, так как юго-восточные районы Татарии, подвергаясь частым набегам башкир, киргизов, ногайцев, оставались слабо заселенными. Большое воздействие хозяйственной деятельности человека растительный покров испытал в связи с развитием нефтедобывающей промышленности в восточных районах республики. В настоящее время в Закамье *Picea* и *Abies* представлены редкими деревьями. Мало здесь и сосновых лесов.

Таковы общие черты естественного растительного покрова Закамской лесостепи в голоцене, как они представляются на основании изучения пыльцы и спор торфяников. Полученные данные дают возможность судить о соотношении лесной и степной растительности. Период прогрессивного развития степной растительности на территории Закамья наблюдается в начале голоцена. Начиная с раннего голоцена в развитии растительного покрова, мы полагаем, отмечается тенденция наступления лесных формаций на степные. Это продолжается вплоть до позднего голоцена. Палеоботанические данные (наши и В. Д. Авдеева, 1945) и картографические материалы по Закамью (Бойко, 1974) свидетельствуют о широком распространении лесов в позднем голоцене.

Современный ландшафт Закамской лесостепи обусловлен в значительной степени хозяйственной деятельностью человека.

ЛИТЕРАТУРА

Авдеев В. Д. (1945). История леса и степи в Западном Закамье (историко-геоботанический очерк). Изв. Всес. Геогр. общ., 77, 1—2. — Ананова Е. Н. (1954). Палинологические данные к вопросу о происхождении степей на юге Европейской равнины. Бот. ж., 39, 3. — Ананова Е. Н. (1966). О генезисе степной и таежной зон Русской равнины. В кн.: Значение палинологического анализа для стратиграфии и палеофлористики. М., Наука. — Артюшенко А. Т. (1970). Растительность лесостепи и степи Украины в четвертичном периоде. Киев, Наукова думка. — Банникова И. А., Соколовская В. Т. (1971). Пыльцевая диаграмма низинного торфяника Средне-Русской возвышенности. В кн.: Палинология голоцена. М., Наука. — Баранов В. И. (1947). Кулигаш. Тр. КФАН, I. — Берг Л. С. (1950). Некоторые соображения о послеледниковых изменениях климата и о лесостепье. В кн.: Вопросы географии, 23. М., Географгиз. — Бойко Ф. Ф. (1974). Изменение лесного покрова Татарии с конца XVIII века. В кн.: Сборник аспирантских работ, естеств. науки, Казань. Изд. КГУ. — Герасимов Д. А. (1936). К вопросу об изменении ландшафта в послеледниковую эпоху. Почвоведение, 2. — Гричук В. П. (1969). Опыт реконструкции некоторых элементов климата Северного полушария в атлантический период. В кн.: Голоцен. М., Наука. — Кац Н. Я. (1952). О ледниковых убежищах и расселении широколиственных пород на Восточно-Европейской равнине в послевалдайское время. Бюл. МОИП, отд. биол., 57, 6. — Кац Н. Я. (1955). О центрах консервации, времени и условиях расселения некоторых широколиственных пород в европейской части СССР в валдайскую и послевалдайскую эпоху. Тр. Комис. по изуч. четв. периода, 12 — Коржинский С. И. (1888). Северная граница черноземно-степной области в ботанико-географическом и почвенном отношениях, ч. 1. Тр. Общ. естествоисп. при Казанск. унив., *22*, 2. — Лавренко Е. М. (1939). Степи СССР. В кн.: Растительность СССР, 2. — Марков М. В. (1935). Лес

и степь в условиях Закамья, ч. I. Широколиственные леса. Уч. зап. Казанск. гос. унив., 95, 7. — Марков М. В. (1939). Лес и степь в условиях Закамья, ч. II. Хвойные леса. Уч. зап. Казанск. гос. унив., 99, 1. — Мильков Ф. Н., Докучаев В. В. (1948). Некоторые вопросы генезиса лесостепных ландшафтов. Изв. Чкаловск. геогр. общ., 1. — Нейштадт М. И. (1957). История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.; Л., Изд. АН СССР. — Николаева К. В., Шаландина В. Т. (1973). Опыт сопоставления состава современных хвойных и широколиственных лесов Татарской АССР с субфоссильными спорово-пыльцевыми спектрами. Бот. ж., 58, 11. — Порфирьев С. И. (1943). Гранные деревья межевых актов XVI века по Казанскому краю. Сов. бот., 3. — Порфирьев В. С. (1970). Хвойно-широколиственные леса Волжско-Камского края. Докл. на соискание уч. ст. докт. биол. наук по совокупности опубликованных работ. Л. — Пьявченко Н. И. (1950). Итоги изучения торфяников и истории ландшафтов Среднего Поволжья. Тр. Конф. по спорово-пыльцевому анализу, 1948 г. М., Изд. МГУ. — Пьявченко Н. И. (1958). Торфяники Русской лесостепи. М., Изд. АН СССР. — Сукачев В. Н. (1951). К истории растительного покрова европейского лесостепья. В кн.: Вопросы географии, 24. М., Географгиз. — Халиков А. Х. (1969). Древняя история Среднего Поволжья. М., Наука. — Хотинский Н. А. (1969). Корреляция голоценовых отложений и абсолютная хронология схемы Блитта—Сернандера. В кн.: Голоцен. М., Наука. — Чигуряева А. А. (1946). Торфяные и озерные отложения Юго-Востока. Уч. зап. Сарат. гос. унив., 16, 1. — Шаландина В. Т. (1972). Основные черты истории лесов Татарии в голоцене. Научн. докл. высшей школы, Биол. науки, 8.

Казанский государственный университет. Получено 28 I 1978.

SUMMARY

The developmental stages of the vegetational cover from the Holocene of Zakamskaya forest-steppe have been reproduced on the basis of the spore-pollen analysis of the peat-lacustrine sedimentations. The peculiarities of the vegetational development in Western and Eastern Zakamye and the development of the main forest formations have been shown. The studies carried out proved wide distribution of spruce in Eastern Zakamye since the early Holocene and helped to a clearer understanding of the peculiar features of the living plants.

УДК 582.669.2 : 581.4

Е. И. Демьянова

К ИЗУЧЕНИЮ ГИНОДИЭЦИИ В РОДЕ *DIANTHUS* (*CARYOPHYLLACEAE*)

E. I. DEMYANOVA. A CONTRIBUTION TO THE STUDY OF THE GYNODIOECY IN THE GENUS *DIANTHUS* (*CARYOPHYLLACEAE*)

Изучена гинодиэция (женская двудомность) у 25 видов *Dianthus* в природных местообитаниях и в условиях коллекционного участка. Для большинства из них (18 из 25) гинодиэция отмечена впервые. У обоеполой и женской форм исследованы стадии цветения и их продолжительность, морфология и размеры цветков, фертильность пыльцы, семенная продуктивность при свободном опылении и искусственном скрещивании, проанализированы причины различий по семенной продуктивности у разных половых форм. Установлена повышенная пропорция женских форм в природных популяциях степных гвоздик по сравнению с гинодиэцичными видами из лесной зоны.

Гинодиэция — один из случаев полового диморфизма. Это явление впервые было открыто и изучено Ч. Дарвином (1948). В работе 1877 г. он описал два типа цветков, развивающихся на разных особях одного и того же вида: на одних формируются крупные обоеполые цветки, а на других — более мелкие женские. Столбики, рыльца и завязь в женских цветках, как правило, более крупные, чем в обоеполых, но иногда они не обнаруживают отличий. По мнению Дарвина, гинодиэции часто сопутствует менее резкое разделение полов в форме гиномоноэции, когда на одном и том же растении наряду с обоеполыми имеются женские цветки. У гинодиэцичных видов нередко присутствуют цветки переходного типа, имеющие тычинки на разных стадиях редукции. Согласно Дарвину, гинодиэцичные виды произошли от гермафродитных. Некогда начавшийся процесс разделения полов у гинодиэцичных видов не дошел до конца вследствие того, что женские особи будучи более плодовитыми на каком-то этапе эволюции получили определенное преимущество.

Как показали исследования других авторов (Knuth, 1898—1905; Хохлов, 1968; Гогина, 1971, 1973; Крупнов, 1973; Пономарев, Демьянова, 1975а; Демьянова, Пономарев, 1979, и др.), гинодиэция свойственна целому ряду семейств. Много гинодиэцичных видов отмечено у *Caryophyllaceae*, и в частности в роде *Dianthus* L. (Knuth, 1899). Согласно сводке P. Knuth, гинодиэцичными являются следующие виды гвоздик: *Dianthus superbus*, *D. armeria*, *D. atrorubens*, *D. carthusianorum*, *D. sylvestris*, *D. deltoides*, *D. caesius*, *D. glacialis*, *D. seguieri*. Позднее гинодиэция была обнаружена у *D. plumarius* (Baksay, 1972), *D. versicolor*, *D. acicularis*, (Пономарев, Демьянова, 1975а; Демьянова, Покатаева, 1977; Демьянова, Пономарев, 1979).

Материал и методика

За период 1972—1979 гг. исследования проведены в условиях естественного произрастания в Троицком заповеднике (Челябинская обл.), Кунгурском заказнике (Пермская обл.), Окском заповеднике, Хомутовской степи, Центрально-Черноземном заповеднике (Стрелецкая степь),

целинной степи Аскания-Нова и на коллекционном участке (Троицкий заповедник) у 25 видов гвоздик: *Dianthus acicularis* Fisch., *D. andrzejowskianus* (Zapal.) Kulcz., *D. arboreus* L., *D. arenarius* L., *D. baldshuanicus* Lincz., *D. barbatus* L., *D. bicolor* Adans, *D. borbasii* Vand., *D. chinensis* L., *D. compactus* Kit., *D. cruentus* Griseb., *D. deltoides* L., *D. fischeri* Spreng., *D. gratianopolitanus* Vill., *D. guttatus* Bieb., *D. lanceolatus* Stev., *D. leptopetalus* Willd., *D. lilacinus* Boiss., *D. plumarius* L., *D. pseudoarmeria* Bieb., *D. rigidus* Bieb., *D. serotinus* Waldst., *D. subacaulis* Vill., *D. superbus* L., *D. versicolor* Fisch.

Мы изучали экологию цветения разных половых форм, исследовали фертильность пыльцы у обоеполых особей (*D. acicularis*, *D. versicolor*, *D. deltoides*, *D. barbatus*); определяли размеры обоеполых и женских цветков по следующим показателям: диаметр венчика, длина тычиночных нитей, пыльников, завязи, столбика и рыльца (*D. arenarius*, *D. pseudoarmeria*, *D. deltoides*, *D. andrzejowskianus*, *D. subacaulis*, *D. serotinus*, *D. acicularis*, *D. versicolor*); потенциальную и реальную семенную продуктивность (*D. versicolor*, *D. acicularis*, *D. deltoides*, *D. barbatus*, *D. pseudoarmeria*); половую структуру природных популяций (*D. acicularis*, *D. versicolor*, *D. deltoides*, *D. rigidus*, *D. andrzejowskianus*, *D. lanceolatus*, *D. fischeri*, *D. superbus*). При изучении экологии цветения и опыления использовали методику, предложенную А. Н. Пономаревым (1960), а семенную продуктивность изучали по способу И. В. Вайнагия (1974). Фертильность пыльцы определяли ацетокарминовым методом. Материал обрабатывали статистически (Лакин, 1973). При исследовании половой структуры популяций подсчеты половых форм производили во многих местных популяциях, а затем суммировали для данной географической области (Пономарев, Демьянова, 1975а; Демьянова, Пономарев, 1979). У каждого вида учитывали по нескольку тысяч особей и лишь у редко встречающихся — по нескольку сот особей.

Результаты исследования

У всех перечисленных выше видов гвоздик констатирована гинодиэция. Для большинства из них (за исключением *D. superbus*, *D. gratianopolitanus* (*D. caesius* Sm.), *D. versicolor*, *D. rigidus*, *D. deltoides*, *D. acicularis*) это явление отмечено впервые (рис. 1). Наряду с гинодиэцией для ряда видов зафиксирована гиномоноэция: *D. acicularis*, *D. versicolor*, *D. arenarius*, *D. arboreus*, *D. andrzejowskianus*, *D. deltoides* (рис. 2).

Размеры обоеполых и женских цветков. При гинодиэции и гиномоноэции размеры венчика и чашечки обоеполых цветков всегда больше по сравнению с женскими. В качестве примера мы приведем размеры частей цветка у обоеполых и женских форм для трех видов гвоздик (рис. 3, табл. 1). Подобная закономерность наблюдалась и у других изученных нами видов.

У венчиков гвоздик наблюдается подрастание на протяжении жизни цветка (Пономарев, Демьянова, 1975а), поэтому для получения сравнительных данных мы измеряли обоеполые и женские цветки одного возраста — на третий-четвертый день после их распускания. В это время обоеполые цветки находятся в рыльцевой стадии. Как следует из табл. 1, разница в размерах венчика обоеполых и женских цветков достоверна. Что касается репродуктивных органов, то здесь прежде всего обращает на себя внимание сильная редукция тычиночных нитей и пыльников у женских цветков. Напротив, в женской сфере эти различия выражены не столь резко. Разница в размерах завязи и рыльца может не наблюдаться (*D. pseudoarmeria*), или у обоеполых форм их размеры несколько больше, чем у женских (*D. arenarius* и *D. deltoides*). При просмотре под микроскопом рылец обоеполых цветков в рыльцевой стадии (четвертый день распускания цветка) и женских (третий-четвертый день цветения) у некоторых

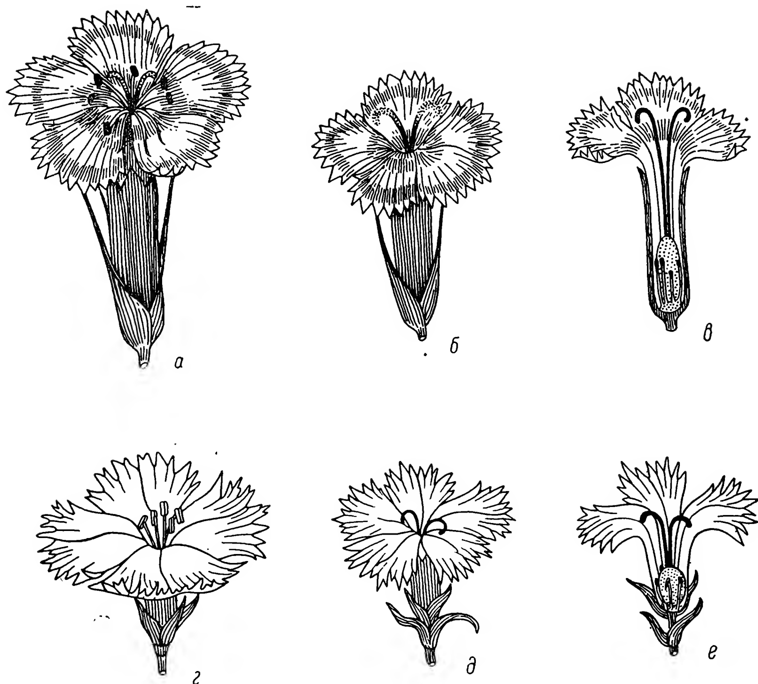


Рис. 1. Гинодиэция у *Dianthus barbatus* (*верхний ряд*) и *D. chinensis* (*нижний*).

а, *г* — обоеполые цветки в тычиночной стадии; *б*, *д* — женские цветки; *в*, *е* — женские цветки с частично снятым околоцветником, видны редуцированные тычинки.

видов была обнаружена лучше выраженная сосочковая поверхность у женских форм по сравнению с обоеполыми (Демьянова, Покатаева, 1977; Демьянова, 1978). В таких случаях рыльца женских цветков обычно больше не только по размерам, но и по воспринимающей поверхности. По-видимому, это является одним из приспособлений женских цветков к перекрестному опылению.

Фертильность пыльцы у обоеполых цветков. Фертильность пыльцы у отдельных особей одного и того же вида гвоздик значительно варьирует. В табл. 2 приводятся показатели фертильности пыльцы *D. deltoides*; сходные данные получены и у других гвоздик.

Почти у всех исследованных гвоздик, помимо обоеполых и женских, отмечены переходные цветки с частично редуцированным андроцеем. Число нормально развитых тычинок у последних варьирует от 2 до 7, остальные тычинки недоразвиты; пыльники несколько меньшего размера, щуплые, содержат много стерильной пыльцы. Наличие таких частично андростерильных цветков



Рис. 2. Гиномоноэция у *Dianthus deltoides*.

а — крупный обоеполый цветок в тычиночной стадии; *б* — мелкий женский цветок.

ТАБЛИЦА 1

Размеры частей цветка у обоеполых и женских форм гвоздик (данные измерений 50 обоеполых и 50 женских цветков)

Признак	Пол цветка	Пределы варьирования размеров, мм	$M \pm m$, мм	*td*
		Dianthus arenarius		
Диаметр венчика	⚥	20—31	25.25±0.7	3.52
	♀	18—26	22.10±0.53	
Длина тычиночной нити	⚥	23—30	26.60±0.39	23.9
	♀	3—12	7.15±0.66	
Длина столбика и рыльца	⚥	19—25	22.50±0.43	6.42
	♀	14—22	18.65±0.42	
Высота завязи	⚥	6—8	7.2±0.15	4.35
	♀	5—7	6.2±0.18	
		Dianthus deltoides		
Диаметр венчика	⚥	9—20	15.9±0.64	5.97
	♀	10—14	11.7±0.29	
Длина тычиночной нити	⚥	10—14	12.4±0.23	47.5
	♀	1—1.5	1.2±0.06	
Длина столбика и рыльца	⚥	12—16	13.90±0.27	6.24
	♀	10—14	12.0±0.28	
Высота завязи	⚥	5.5—7	6.20±0.1	3.84
	♀	5—6.5	5.6±0.12	
		Dianthus pseudoarmeria		
Диаметр венчика	⚥	9—13	10.75±0.4	3.8
	♀	8—10	9.10±0.15	
Длина тычиночной нити	⚥	15—17	15.85±0.15	25.9
	♀	2—7	4.50±0.41	
Длина столбика и рыльца	⚥	10—13	11.20±0.23	0.55
	♀	10—13	11.03±0.21	
Высота завязи	⚥	4—5	4.80±0.08	1.61
	♀	3—4	3.60±0.08	

демонстрирует постепенный переход от обоеполых цветков к женским и увеличивает половой полиморфизм у гвоздик. Значительное варьирование фертильности пыльцы, согласно данным Г. Э. Гроссета (1974), как раз характерно для растений, обладающих половым полиморфизмом. Частным случаем его и является гинодиэция.

Экология цветения разных половых форм. В суточных сроках распускания цветков у тех и других половых форм разница не отмечена. Они раскрываются одновременно. Распускание цветков у гвоздик приурочено к утренним (*D. deltoides*, *D. versicolor*, *D. subacaulis*,

ТАБЛИЦА 2

Варьирование фертильности пыльцы (в процентах от общего числа пыльцевых зерен) у обоеполых цветков *D. deltoides* в 1976 г. (исследовано 100 растений)

Показатели	Фертильность пыльцы						
	100—90	89—80	79—70	69—60	59—50	49—40	39—30
Число растений	3	46	27	16	4	3	1
Средняя фертильность пыльцы в группе	95.6	88.2	76.3	67.4	56.8	43.2	32.1

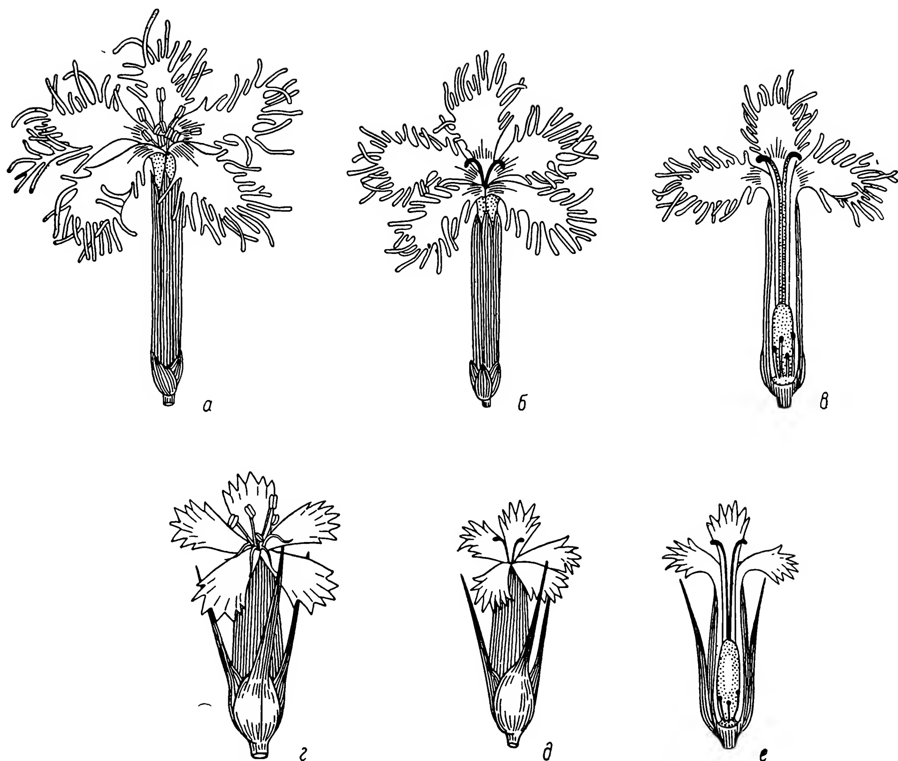


Рис. 3. Размеры цветков у гинодиэцичных *Dianthus arenarius* (*верхний ряд*) и *D. pseudoarmeria* (*нижний*).

а, г — крупные обоеполые цветки в тычиночной стадии; *б, д* — мелкие женские цветки; *в, е* — женские цветки с частично снятым околоцветником, видны редуцированные тычинки.

D. barbatus, *D. serotinus*, *D. andrzejowskianus* и др.) или к вечерним часам (*D. acicularis*, *D. arenarius*, *D. arboreus*, *D. lanceolatus*, *D. baldshuanicus*). Как общую закономерность здесь можно отметить следующее: гвоздики, цветки которых окрашены в розово-красные или пестроцветные тона (*D. barbatus*), обычно распускаются в светлое время суток, а белые и светло-розовые — в вечернее время. Исключение представляет *D. rigidus*, у которой белые цветки распускаются в утренние часы. Приуроченность раскрывания цветков к тому или иному времени суток тесно связана с ритмом жизнедеятельности опыляющих их насекомых. Цветки пестрой и розово-красной гаммы, например в условиях Троицкого заповедника, опыляются дневными бабочками — перламутровкой Аглаи (Argynnis aglaja L.) из сем. Nymphalidae, сенницами (Coenonympha sp.) из сем. Satyridae и толстоголовками (Hesperia sp.) из сем. Hesperiidae, а цветки белой и светло-розовой окраски — ночными опылителями — бражниками (Sphinx ligustri L., Celerio euphorbiae L., Celerio galii Rott., Deilephila porcellus L., Deilephila elpenor L., Macroglossum stellatarum L., Haemorrhagia tityus L.) из сем. Sphingidae и совками из сем. Noctuidae.

Обоеполые цветки всех видов гвоздик протерандричны. Стадия протерандрии имеет разную длительность у различных видов гвоздик. Так, 2—3 дня продолжается тычиночная стадия у *D. deltoides*, *D. arenarius*, *D. pseudoarmeria*, *D. baldshuanicus*, *D. andrzejowskianus*, *D. compactus*, *D. arboreus*, *D. versicolor*, *D. serotinus*, *D. subacaulis*, до четырех суток — у *D. acicularis*. Количество выдвигаемых тычинок в первый и в последующие дни цветения неодинаково у особей одного и того же вида и даже в пределах особи. Здесь нет такой четкой закономерности, какая отмечена у других, строго протерандричных растений — смолевок, большинства зонтичных и ворсянковых (Бекетов, 1889; Кернер, 1902; Письяукова, 1939;

Пономарев, 1961, и др.). Более того, конец тычиночной фазы может быть совмещен с рыльцевой.

Рыльцевая стадия более продолжительная, чем тычиночная. Так, у *D. deltoides*, *D. arenarius*, *D. andrzejowskianus*, *D. baldshuanicus*, *D. subacaulis*, *D. compactus* она длится около четырех дней. Особой длительностью отличается рыльцевая стадия у *D. pseudoarmeria* — до 7—8 дней. Продолжительность ее у обоеполых цветков тесно связана с фактом опыления. Чем скорее наступает опыление и следующее за ним оплодотворение, тем меньше ее длительность. Особенно наглядно эта зависимость проявляется в условиях искусственной изоляции. В этом случае продолжительность рыльцевой стадии удлиняется иногда в 1.5—2 раза.

Распускание женских цветков начинается непосредственно с рыльцевой стадии. Общая продолжительность жизни женских цветков обычно несколько меньше, чем обоеполых. Так, женские цветки *D. deltoides* цветут 2—3, а обоеполые — 5—8 дней, у *D. arenarius* — соответственно 2—4 и 5—7 дней, у *D. andrzejowskianus* — 3—4 и 4—5 дней, у *D. baldshuanicus* — 3 и 5 дней, у *D. subacaulis* — 3—4 и 5 дней. Однако у некоторых видов разница не столь существенна или даже вообще не выражена. Так, у *D. compactus* продолжительность жизни обоеполых и женских цветков одинакова и равна 5 дням. У *D. arboreus* обоеполые цветки живут 5 дней, а женские — 4—5 дней, у *D. pseudoarmeria* продолжительность жизни обоеполых цветков 9—10, а женских — 8—9 дней.

Продолжительность цветения обоеполых и женских особей также неодинакова: у первых она несколько длительнее. Для обоеполых экземпляров большинства гвоздик в условиях коллекционного участка наблюдалось продолжительное цветение отдельных особей: до 2—2.5, а для *D. acicularis* — до 3 месяцев. Женские особи цветут более короткий срок — 1.5—2 месяца. У *D. acicularis* разница в длительности цветения той и другой форм не отмечена. При неудавшемся опылении (в случае непогоды, отсутствии нужных опылителей, искусственной изоляции и т. д.) женские особи цветут продолжительнее обоеполых. По-видимому, это связано с тем, что опыление женских цветков может происходить только перекрестно, так как самоопыление у них (в форме автогамии и гейтоногамии) исключено.

Семенная продуктивность обоеполых и женских форм. Сравнительное изучение семенной продуктивности обоеполых и женских форм весьма важно. Существует мнение, что большая плодовитость женских форм явилась вероятной причиной образования и разделения двух половых типов (Дарвин, 1948; Злобина, 1967; Гогина, 1973, 1974). Нами подсчитывались потенциальная семенная продуктивность (ПСП), реальная семенная продуктивность (РСП), процент семенификации (Вайнагий, 1974). Результаты оказались разноречивыми.

У отдельных видов ПСП бывает выше у женских цветков, чем у обоеполых. Так, в 1974 г. у *D. deltoides* число семяпочек в женских цветках составляло 94.85±2.43, а в обоеполых — 78.70±2.24, в 1976 г. у *D. pseudoarmeria* — соответственно 19.9±0.2 и 15.30±0.2. В то же время у *D. barbatus* в 1974 г. не обнаружено разницы в ПСП между обеими половыми формами (64.35±1.3 и 61.10±0.94). Не выявлено различий между формами и у *D. acicularis* в 1976 г. (89.4±1.9 и 84.3±2.5), тогда как в 1973 г. эта разница была достоверной (Демьянова, Покатаева, 1977). Аналогичные данные были получены и для *D. versicolor* (Демьянова, 1978).

Что касается РСП, то и здесь результаты неоднородны. Так, у *D. pseudoarmeria* женская форма оказалась продуктивнее обоеполой в расчете на плод и на особь. У других гвоздик (*D. deltoides*, *D. acicularis*, *D. barbatus*, *D. versicolor*) разница или не обнаружена, или она в пользу обоеполых форм. Таким образом, вопрос о большей семенной продуктивности той или иной половой формы у гвоздик окончательно не решен. По-видимому, эти соотношения будут различными у разных видов.

Мы сделали попытку проанализировать причины более низкой семенной продуктивности женских форм. Одним из возможных оснований

их меньшей фертильности является худшая посещаемость насекомыми-опылителями в связи с тем, что цветки у женских форм более мелкие и выделение нектара понижено по сравнению с обоеполыми. Как известно, роль нектарников у гвоздик выполняют расширенные основания тычиночных нитей. Редукция андроцея пагубно сказалась на функции нектарников (Пономарев, Демьянова, 1975б). Насекомые-опылители реже посещают женские цветки и меньше на них задерживаются. Об этом свидетельствуют прямые наблюдения за насекомыми-опылителями. Кроме того, для доказательства разницы в посещаемости насекомыми цветков обеих форм мы применили следующий метод: 100 рылец цветков обоеполой формы четвертого дня цветения и такое же количество рылец женской формы третьего дня цветения просматривали под микроскопом и на них подсчитывали число прорастающих пыльцевых зерен [1] (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Прорастание пыльцы на рыльцах обоеполых и женских цветков *D. versicolor* при свободном опылении

Год наблюдения	Пол цветка	Количество исследованных цветков	Среднее количество пыльцы на цветок $M \pm m$	*td*
1977	⚥	100	7.0±0.7	5.56
	♀	100	2.0±0.5	
1978	⚥	100	4.6±0.3	8.00
	♀	100	1.4±0.2	

Результаты подтверждают, во-первых, худшую посещаемость насекомыми-опылителями женских форм и, во-вторых, разницу в посещении насекомыми цветков в различные по погодным условиям сезоны. Летом 1978 г. погода почти постоянно была неустойчивой и ветреной, что мешало эффективной работе насекомых. При условиях, неблагоприятных для перекрестного опыления, в худшем положении оказываются именно женские формы в силу их меньшей привлекательности для насекомых-опылителей. Таким образом, вполне вероятным нам кажется предположение, что меньшая фертильность женской формы у гвоздик связана с худшей посещаемостью их насекомыми. Это приводит к тому, что даже большая ПСП, отмеченная у отдельных видов, никак не реализуется и часть семяпочек остается неоплодотворенной. При должной обеспеченности опылителями в отдельные годы женские формы могут оказаться продуктивнее обоеполых или равными им. О такой возможности свидетельствует вариант искусственного доопыления женской и обоеполой форм, примененный нами для некоторых гинодиэцичных гвоздик (табл. 4).

Из данных табл. 4 следует, что искусственное доопыление приводит к большей фертильности женской формы (*D. barbatus*) или разницы между половыми формами не обнаруживается (*D. acicularis*). Однако у *D. deltoides* этот вариант опыления не меняет соотношения в семенной продуктивности между обеими формами по сравнению с вариантом свободного опыления. По-видимому, для этого вида характерна стерильность части семяпочек, свойственная обеим сексуальным формам, но более резко выраженная у женской. Такое предположение подтверждается и низким процентом семенификации как при свободном опылении (для женских — 44.5, для обоеполых — 77.3%), так и при искусственном доопылении (соответственно 48.7 и 78.5%). Для окончательного решения этого вопроса нужны специальные цитоэмбриологические исследования.

---

[1] При этом методе определяют не абсолютное количество пыльцевых зерен, попавших на рыльце, а только тех, которые прорастают на лопастях рыльца, обращенных к глазу наблюдателя.

ТАБЛИЦА 4

Семенная продуктивность обоеполых и женских цветков некоторых гвоздик при искусственном доопылении в 1974 г.

Вид	Пол цветка	Число опыленных цветков	Пределы варьирования числа семян, шт.	Среднее число семян $M \pm m$	*td*
Dianthus acicularis	⚥	45	37—77	53.40±1.58	0.03
	♀	30	12—91	54.30±3.44	
D. deltoides	⚥	50	37—98	61.80±1.43	4.37
	♀	15	22—74	46.01±3.32	
D. barbatus	⚥	100	16—48	32.95±0.83	4.[illegible]7
	♀	50	27—60	41.90±1.66	

Таким образом, изучение семенной продуктивности некоторых гинодиэцичных гвоздик показало, что далеко не всегда женские формы обладают превосходством перед обоеполыми в количестве производимых семян. Распространенное в литературе мнение о большей семенной продуктивности женских форм применимо не ко всем случаям гинодиэции. Возможно, что женские формы имеют какие-то другие преимущества в генеративной сфере: полновесность семян, а следовательно, и их лучшую всхожесть, лучшую выживаемость всходов и т. д. Этот вопрос требует специального изучения. Кроме того, не следует забывать, что женские особи дают семена только в результате перекрестного опыления, а обоеполые — при перекрестном опылении и частично при самоопылении в форме автогамии и гейтоногамии. Как показали специальные опыты, последнее вполне возможно благодаря отсутствию строго выраженной дихогамии и частичной самосовместимости. В результате гетерозиготность женских особей и их потомства может быть выше, чем у обоеполых.

Половая структура природных популяций некоторых гинодиэцичных гвоздик. Изучение этого вопроса осуществлялось, как указывалось выше, в разных географических пунктах. Оно выявило большие колебания в соотношении обоеполых и женских форм у исследованных видов. Однако каждому виду свойственна определенная пропорция женских форм в составе растительности определенной географической области и этот признак является довольно устойчивым, не подверженным значительным колебаниям в разные годы и сезоны (табл. 5).

ТАБЛИЦА 5

Пропорция женских особей (в %) в природных популяциях гинодиэцичных видов *Dianthus* L.

Вид	Район наблюдений	Годы наблюдений					
		1974	1975	1976	1977	1978	1979
Dianthus deltoides	Кунгурский заказник	3.2	2.1	5.2	8.1	—	—
	Окский заповедник	—	—	—	6.0	—	—
D. fischeri	» »	—	—	—	7.4	—	—
D. superbus	» »	—	—	—	3.8	—	—
D. rigidus	Троицкий заповедник	—	—	0.7	0.8	1.4	0.99
D. acicularis	» »	—	—	13.6	10.1	13.8	15.8
D. versicolor	» »	26.4	—	41.9	30.7	30.6	31.4
D. lanceolatus	Аскания-Нова	—	—	36.4	37.2	31.7	—
	Хомутовская степь	—	—	—	—	26.2	26.5
D. andrzejowskianus	Аскания-Нова	—	—	38.5	44.9	46.3	—
	Стрелецкая степь	—	—	—	—	—	30.0

Примечание. Тире означает отсутствие данных.

Сравнительно невысокой пропорцией женских особей обладают лугово-лесные виды — *D. deltoides*, *D. fischeri*, *D. superbus* — и скальные ксерофиты — *D. rigidus*, *D. acicularis*. Доля женских форм у этих видов колеблется от 0.7 до 13%. Напротив, обращает на себя внимание большой процент женских особей у степных гвоздик (*D. versicolor*, *D. andrzejowskianus*, *D. lanceolatus*).

В настоящее время затруднительно решить, является ли эта высокая пропорция женских форм проявлением географической закономерности или случайным совпадением, лишь демонстрирующим видовой признак исследованных гвоздик. К сожалению, наблюдения, проведенные нами в разных географических пунктах, несопоставимы из-за отсутствия общих (за исключением *D. andrzejowskianus*, *D. lanceolatus*), свойственных всем или хотя бы нескольким районам исследования видов. Тем не менее повышенная доля женских форм в южных районах кажется нам не случайной. Аналогичные примеры известны из литературы. Так, на основании литературных сведений, В. А. Монюшко (1937) приводит многочисленные примеры изменения половых признаков в различных группах беспозвоночных животных (плоских червей, тлей, ракообразных) и растений в зависимости от географических условий. Из этих примеров следует, что в благоприятных местообитаниях у животных наблюдалось резче выраженное разделение полов, тогда как в северных районах эти же животные были или гермафродитами, или размножались партеногенетически. Подобные, хотя и немногочисленные примеры приведены автором и для растений (*Cutleria multifida*, *Chara crinita*, *Stratiotes aloides*, *Elodea canadensis* и др.). Так, у *Stratiotes aloides* в южных частях ареала встречаются оба пола и наблюдается семенное размножение вида, на севере Европы и Азии вид представлен только одними женскими особями и размножается вегетативно. *Elodea canadensis* у себя на родине в Северной Америке имеет три типа цветков: обоеполые, женские со стаминодиями и мужские. В Европе известна только женская форма, размножающаяся вегетативно. По мнению автора, такое положение объясняется не столько случайным заносом из Америки в Европу именно женской формы, сколько тем, что сами условия оказались препятствием к развитию и расселению других форм элодеи.

Возможно, что подобная зависимость характерна и для гвоздик. Более резкому разделению полов, приближающемуся по соотношению половых форм к двудомным видам (особенно у *D. versicolor* из Троицкого заповедника и *D. andrzejowskianus* из заповедника Аскания-Нова), вероятно, способствует и лучшая обеспеченность насекомыми-опылителями степных биоценозов по сравнению с луговыми и лесными. Относительно высокий процент мужских стерильных особей (25%) отмечен и в популяциях *D. plumarius* из Венгрии (Baksay, 1972).

Как видно из вышеизложенного, гинодиэция широко распространена в роде *Dianthus* L. Об этом свидетельствуют литературные данные и собственные наблюдения, проведенные в природных местообитаниях и на коллекционном участке. Более того, у некоторых видов пропорция женских форм в природных популяциях довольно значительна (*D. versicolor*, *D. andrzejowskianus*, *D. lanceolatus*).

Большинство видов *Dianthus* — это высокодекоративные растения, которые находят широкое применение в озеленительной практике (*D. barbatus*, *D. chinensis*, *D. plumarius* и др.). Изучение экологии цветения и опыления и семенной продуктивности выявило различия между обеими половыми формами. Некоторые из этих показателей могут быть хозяйственно-полезными признаками. Для практических целей представляет интерес различная декоративность обеих половых форм, продолжительность цветения, неодинаковая семенная продуктивность. Кроме того, не следует забывать, что гинодиэция является частным случаем мужской стерильности (Крупнов, 1973). Последняя широко используется для получения гетерозисных семян и при выведении новых сортов. У гинодиэцичных видов гвоздик мужская стерильность, свойственная женским формам,

может оказаться полезной в селекционно-генетической практике, так как в этом случае нет необходимости прибегать к трудоемкой операции кастрирования цветков.

ЛИТЕРАТУРА

Б е к е т о в А. Н. (1889). О протерандрии зонтичных. Тр. СПб. общ. исп., отд. бот., XX, 7. — В а й н а г и й И. В. (1974). О методике изучения семенной продуктивности растений. Бот. ж., 59, 6. — Г о г и н а Е. Е. (1971). По поводу различий в семенной продуктивности обоеполых и женских особей у *Thymus*. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 82. — Г о г и н а Е. Е. (1973). О наследовании женской двудомности у *Thymus loevyanus* Opiz. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 88. — Г о г и н а Е. Е. (1974). Род чабрец (тимьян) — Т h у m u s L. В кн.: Биологическая флора Московской области. М., МГУ. — Г р о с с е т Г. Э. (1974). Модификационная изменчивость *Seseli peucedanoides* (Bieb.) K.-Pol. и половой диморфизм растений этого типа и *Heracleum sibiricum* L. Бюл. МОИП, отд. биол., 79, 6. — Д а р в и н Ч. (1948). Различные формы цветов у растений одного и того же вида. Собр. соч., 7. — Д е м ь я н о в а Е. И. (1978). К антэкологическому и цитоэмбриологическому изучению гинодиэции у *Dianthus versicolor* Fisch. В кн.: Экология опыления, 3. Межвуз. сб. науч. тр. Пермь. — Д е м ь я н о в а Е. И., П о к а т а е в а Н. В. (1977). Некоторые данные о гинодиэции у *Dianthus acicularis* Fisch. (*Caryophyllaceae*). Бот. ж., 62, 10.— Д е м ь я н о в а Е. И., П о н о м а р е в А. Н. (1979). Половая структура природных популяций гинодиэцичных и двудомных растений лесостепи Зауралья. Бот. ж., 64, 7. — З л о б и н а Л. М. (1967). Цветение и плодоношение тимьяна (*Thymus marschallianus* Willd.). В сб.: Ботаника. Исследования (Белорусское отд. ВБО), 9. Минск.— К е р н е р А. (1902). Жизнь растений. 2. — К р у п н о в В. А. (1973). Генная и цитоплазматическая мужская стерильность растений. М. Колос. — Л а к и н В. Ф. (1973). Биометрия. М., Высшая школа. — М о н ю ш к о В. А. (1937). Половые формы цветковых растений и закономерности в их географии и происхождении. Тр. прикл. бот., ген. сел., сер. 1, 2. — П и с ь я у к о в а В. В. (1939). Направление эволюции соцветий некоторых *Cruciferae* и *Dipsacaceae*. Уч. зап. Лен. пед. инст., 16, 6. — П о н о м а р е в А. Н. (1960). Изучение цветения и опыления растений. Полевая геоботаника, 2. — П о н о м а р е в А. Н. (1961). О протерандрии зонтичных. Уч. зап. Пермск. унив., 18, 3. — П о н о м а р е в А. Н., Д е м ь я н о в а Е. И. (1975а). К изучению гинодиэции у растений. Бот. ж., 60, 1. — П о н о м а р е в А. Н., Д е м ь я н о в а Е. И. (1975б). Выделение нектара в обоеполых и женских цветках гинодиэцичных растений. Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 9. — Х о х л о в С. С. (1968). Происхождение гинодиэцичных видов в свете исследований эволюции цветка при апомиксисе. В кн.: Апомиксис и цитоэмбриология растений. Саратов. — B a k s a y L. (1972). Biosystematik der *Dianthus plumarius* L. (sensu lato) in Ungarn. Symp. Biol., Hung., 12. — K n u t h P. (1898—1905). Handbuch der Blütenbiologie, 1898 — I, 1899 — II, 1905 — III.

Пермский государственный университет.
Получено 10 XII 1979.

S U M M A R Y

The gynodioecy (female dioecy) in 25 species of *Dianthus* (*Caryophyllaceae*) in natural habitats and under plot conditions in 1972—1979 has been studied. For most of them (18 species out of 25) the gynodioecy was established for the first time. In the bisexual and female forms the blossoming stages and their duration, the morphology and sizes of the flower, pollen fertility, and seed productivity in the course of open pollination and artificial crossing have been investigated. The differences in the seed productivity for various sexual forms have been observed. An increased proportion of female forms in natural populations of steppe pinks as compared to their gynodiecious species in the woodland has been established.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.57 : 581.1+582

В. С. Чупов, Н. Г. Кутявина

СЕРОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В ПОРЯДКЕ *LILIALES*. 1

V. S. CHUPOV, N. G. KUTIAVINA. SEROLOGICAL STUDIES IN THE ORDER *LILIALES*. 1

Серологическим методом в сем. *Liliaceae* s. l. выделены следующие группы близкородственных родов: *Scilla*, *Chionodoxa*, *Hyacinthus*, *Bellevalia*, *Muscari*, *Puschkinia*; *Ruscus*, *Semele*, *Danaë*, *Convallaria*; *Camassia*, *Hosta*, *Agave*, *Yucca*; *Hemerocallis*, *Phormium*, *Dianella*. Обсуждается правильность выявленных связей.

В настоящей работе продолжено начатое ранее (Чупов, Кутявина, 1978, 1980; Чупов и др., 1978) исследование родственных отношений между родами группы лилейных с помощью иммунных сывороток. Нами применялась методика иммуноэлектрофореза в агарозо-крахмальном геле водорастворимых белков семян. Подробно материал, применяемые методики и принципы анализа полученных данных описаны в цитированных выше работах.

Полученные данные представлены в таблице. Цифрами в ней указано число полос соответствующей интенсивности, оценка которой производилась визуально в баллах: 50 — сильные полосы гомологических реакций, 0 — полное отсутствие полос в гетерологических реакциях, буква «С» указывает на наличие слабых, следовых количеств преципитата, прочерк означает, что данный вариант опыта не ставился. Для удобства анализа жирным шрифтом выделены результаты наиболее сильных реакций, оцененных в 20 и более баллов.

В работе 1978 г. мы применяли суммарную оценку, учитывающую интенсивность и число полос гетерологических реакций в отношении к числу и интенсивности полос гомологических реакций. Однако объединение в одном показателе таких разнородных данных, как число полос и их интенсивность, хотя и позволяло в некоторой степени формализовать результаты, все же не исключало необходимости обращаться к первичным данным для корректировки намечавшихся выводов. Поэтому в настоящей работе этот показатель мы не применяли. Но для наглядности выделения близкородственных групп во втором столбце каждой графы приводится суммарный показатель каждой реакции.

Роды в верхней части таблицы сгруппированы в соответствии с данными, полученными в наших работах. В нижней части таблицы представлены таксоны, группы родства которых серологическим методом установить пока не удалось. Звездочкой (*) помечены таксоны, исследованные только качественной тестовой методикой, дающей более грубые результаты.

Scilleae

В трибу сциллейных обычно включается группа луковичных лилейных с плодом коробочкой, отличающихся от *Lilioideae* и *Allioideae*, с которыми их первоначально (Lindley, 1836; Endlicher, 1836—1840; Engler, 1888) сближали наличием неолиственного цветоносного стебля и типом соцветия.

Число полос и оценка их интенсивности в серологических реакциях

№ п. п.	Исследованные виды	Антисыворотка															
		Ornithogalum montanum		*Scilla pratensis*		*Ruscus ponticus*		*Hosta ventricosa*		*Yucca aloifolia*		*Phormium coelensoi*		*Dioscorea caucasica*		*Rhopalostylis bauerii*	
		1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
1	*Scilla pratensis* Waldst. et Kit.	2·10	20	2, 2		1·20+1·10	30	C	C	1·10	10	1·5	5	0	0	0	0
2	*Chionodoxa luciliae* Boiss.	1·15	15	2·30	60	1·10	10	0	0	2·5	10	0	0	0	0	0	0
3	*Hyacinthus dubius* Guss.	1·15	15	1·40	40	1·10+1·5	15	—	—	1·10	10	2·5	10	—	—	—	—
4	*Bellevalia speciosa* Woronow	1·15	15	1·40	40	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	*Muscari comosum* Mill.	1·15	15	2·30	60	—	—	—	—	—	—	—	—	0	0	C	C
6	*M. leucostomum* Woronow	1·15	15	2·30	60	1·10	10	C	C	2·10	20	C	C	C	C	C	C
7	*Puschkinia scilloides* Adams	1·10	10	2·20	40	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8	*Ornithogalum montanum* Cyr.	1, 2		1·15+1·5	20	2·5	10	1·5	5	1·10	10	2·5	10	0	0	0	0
9	*O. ponticum* Zahar.	1, 2		1·15+1·5	20	2·5	10	1·5	5	1·10	10	2·5	10	0	0	0	0
10	*Galtonia candicans* Decne.	1·20	20	1·5	5	1·5	5	0	0	1·5	5	C	C	0	0	0	0
11	*Eucomis undulata* Ait.	1·20	20	1·5	5	1·10	10	—	—	2·5	10	1·5	5	1·5	5	0	0
12	*Dipcadi serotinum* (L.) Medik.	1·20	20	1·5	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—	—
13	*Urginea maritima* (L.) Baker*	1·15	15	2·10	20	1·10	10	1·5	5	1·20+2·5	30	1·5	5	2·5	10	0	0
14	*Dracaena draco* L.	1·10+1·5	15	1·5	5	2·10	20	1·5	5	1·10	10	C	C	C	C	C	C
15	*Dasylirion glaucophyllum* Hook.*	1·10	10	1·5+1·C	5	1·20+1·5	25	1·10+1·5	15	1·20+1·5	25	0	0	0	0	0	0
16	*Sansevieria grandis* Hook.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1·10+1·5	15	—	—	—	—
17	*Cordyline australis* Hook.	1·10+1·5	15	1·5+1·C	5	1·10+1·5	15	3·15	45	1·20+2·10	40	—	—	3·5	15	C	C
18	*Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2·5	10	—	—	—	—
19	*Polygonatum verticillatum* (L.) All.	1·10	10	1·5	5	1·10	10	—	—	2·10	20	2·5	10	1·5	5	0	0
20	*Nothoscordum fragrans* Kunth	1·5	5	0	0	0	0	—	—	2·20	40	1·10	10	1·5	5	0	0
21	*Asparagus schoberioides* Kunth	1·10+1·5	15	3·5	15	1·10+1·5	15	1·10+1·5	15	1·20+1·10	30	1·10+1·5	15	1·5	5	—	—

№ п. п.	Исследованные виды	Антисыворотка															
		Ornithogalum montanum		*Scilla pratensis*		*Ruscus ponticus*		*Hosta ventricosa*		*Yucca aloifolia*		*Phormium coelensoi*		*Dioscorea caucasica*		*Rhopalostylis bauerii*	
		1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
22	*Ruscus ponticus* Woronow	1·5	5	1·5	5	1, 1		1·5	5	2·10	20	1·5	5	0	0	0	0
23	*R. streptophyllus* Yeo	1·5	5	1·5	5	—	—	1·5	5	2·10	20	1·5	5	0	0	0	0
24	*Semele androgyna* Kunth	1·10	10	—	—	1·20	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
25	*Danaë laurus* Medik.	1·10	10	1·5	5	1·20	20	C	C	1·30	30	C	C	0	0	0	0
26	*Convallaria majalis* L.	1·5	5	C	C	1·30+2·5	40	1·5	5	2·10+1·5	25	1·10+1·5	15	1·5	5	0	0
27	*Phormium colensoi* Hook.	1·10	10	0	0	1·5	5	0	0	2·5	10	2, 1		0	0	0	0
28	*Dianella coerulea* Sims *	1·5	5	0	0	1·5	5	0	0	3·5	15	1·20+2·10	40	1·5	5	0	0
29	*Hemerocallis middendorfii* Trautv. et Mey.	1·10	10	0	0	1·5	5	C	C	2·10	20	1·10+1·20	30	0	0	0	0
30	*H. thunbergii* Baker	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1·10+1·20	30	—	—	—	—
31	*H. lilio-asphodelus* L.*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1·10+1·20	30	—	—	—	—
32	*Hosta ventricosa* Stearn	1·10	10	2·5	10	1·10	10	1, 2		2·20+1·10	50	1·5	5	0	0	0	0
33	*H. plantaginea* (Lam.) Aschers*.	—	—	—	—	—	—	1, 2		—	—	—	—	—	—	—	—
34	*Agave albicans* Jacobi	1·10+1·5	15	1·5	5	2·10	20	1·20+2·10	40	1·40+1·20+1·10	70	1·10+1·5	15	C	C	0	0
35	*Yucca aloifolia* L.	1·10	10	2·5	10	1·10	10	1·30+1·10	40	3		2·5	10	0	0	0	0
36	*Y. filamentosa* L.*	—	—	—	—	—	—	1·30+1·10	40	—	—	—	—	—	—	0	0
37	*Camassia cusickii* S. Wats.	1·5	5	C	C	1·10	10	1·20+2·5	30	1·20+1·10+1·5	35	2·5	10	0	0	0	0
38	*C. quamash* (Pursh) Greene*	—	—	—	—	—	—	1·20+2·5	30	1·20+1·10+1·5	35	—	—	—	—	0	0
39	*C. leichtleinii* (Baker) Wats.*	—	—	—	—	—	—	1·20+2·5	30	1·20+1·10+1·5	35	—	—	—	—	0	0
40	*Asphodelus albus* Willd.	C	C	2·5	10	C	C	1·10+1·5	15	2·20+2·5	50	3·5	15	0	0	0	0
41	*Eremurus fuscus* (O. Fedtsch.) Vved.	1·5	5	C	C	1·5	5	2·5	10	1·20+1·10+1·5	35	1·10+1·5	15	C	C	0	0
42	*Bulbine annua* (L.) Willd.	1·5	5	2·5	10	2·5	10	1·5	5	—	—	2·5	10	0	0	0	0
43	*Anthericum ramosum* L.	2·5	10	2·5+1·10	20	1·10+1·5	15	C	C	1·20+1·10+1·5	35	3·5	15	1·5	5	0	0
44	*Bowiea volubilis* Harw.	1·10	10	2·5	10	2·5	10	1·5	5	1·10+1·5	15	1·5	5	0	0	0	0

Продолжение

№ п. п.	Исследованные виды	Антисыворотка															
		Ornithogalum montanum		*Scilla pratensis*		*Ruscus ponticus*		*Hosta ventricosa*		*Yucca aloifolia*		*Phormium coelensoi*		*Dioscorea caucassica*		*Rhopalostylis bauerii*	
		1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
45	*Aloe striata* Haw.	1·5	5	C	C	1·10	10	0	0	2·10	20	1·10+1·5	15	C	C	0	0
46	*Veratrum californicum* Durand	C	C	0	0	C	C	0	0	—	—	C	C	—	—	0	0
47	*Littonia modesta* Hook.	C	C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
48	*Tricyrtis hirta* Hook.	0	0	0	0	0	0	0	0	C	C	0	0	0	0	0	0
49	*Colchicum autumnale* L.	0	0	0	0	0	0	—	—	C	C	0	0	—	—	—	—
50	*Trillium camschatcense* Ker-Gawl.	C	C	C	C	C	C	C	C	0	0	0	0	0	0	0	0
51	*Medeola virginiana* L.*	—	—	—	—	0	0	—	—	0	0	0	0	—	—	—	—
52	*Ophiopogon japonicus* Ker-Gawl.	C	C	0	0	C	C	0	0	C	C	0	0	0	0	0	0
53	*Smilax excelsa* L.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
54	*Lilium monadelphum* Bieb.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
55	*Erythronium sibiricum* (Fisch. et Mey.) Kryl.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
56	*Gagea lutea* (L.) Ker-Gawl.	C	C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
57	*Doryanthes palmeri* Hillebr.	2·5	10	1·10+2·5	20	2·5	10	2·5	10	**1·20+1·10**	**30**	2·5	10	0	0	1·5	5
58	*Veltheimia viridifolia* Jacq.	1·5	5	1·5	5	C	C	0	0	1·10+1·5	15	1·5	5	0	0	0	0
59	*Alstroemeria auranthica* D. Don *	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
60	*Galanthus nivalis* L.	C	C	0	0	2·5	10	0	0	2·5	10	C	C	0	0	0	0
61	*Pancratium maritimum* L.	1·5	5	2·5	10	2·5	10	1·5	5	2·5	10	0	0	1·5	5	0	0
62	*Iris sibirica* L.	0	0	1·5	5	1·5	5	0	0	1·10+1·5	15	1·5	5	0	0	0	0
63	*Hypoxis hydrometrica* Labill.*	C	C	1·5	5	1·5	5	1·5	5	1·10	10	1·5	5	C	C	1·10	10
64	*Arthropodium minus* R. Br.	1·5	5	1·5	5	1·10+1·5	15	2·5	10	2·15	30	2·5	10	0	0	0	0

Из 25—30 (Melchior, 1964) относимых к этой группе родов нами исследованы представители 12. Из них один род — *Camassia*, по нашим данным, должен быть удален из нее, а принадлежность к ней рода *Veltheimia* ставится под сомнение. Из-за отсутствия достаточного количества материала *Urginia maritima* исследована только в качественной реакции. Можно думать, что этот род принадлежит к группе сциллейных в широком смысле, но к какой именно ветви, установить пока невозможно.

Остальные роды распадаются на две группы (см. таблицу, №№ 1—3). В одну входят *Scilla*, *Chionodoxa*, *Hyacinthus*, *Bellevalia*, *Muscari*, *Puschkinia*, белки семян которых хорошо реагируют с антисывороткой, полученной к белкам семян рода *Scilla*, в другую — *Ornithogalum*, *Galtonia*, *Eucomis*, *Dipcadi*, причем родство рода *Ornithogalum* с представителями своей группы значительно ниже, чем родство группы сциллейных, рассматриваемых в узком смысле. По данным серологических реакций также видно, что эти две группы не очень близки между собой, но все же антисыворотка, полученная к белкам семян рода *Ornithogalum*, выделяет их на фоне других лилейных несколько более сильной реакцией.

Систематика трибы сциллейных разработана еще недостаточно. J. Jessop (1975) исследовал такие признаки, как наличие крахмала в луковицах, пятнистость листьев, форма прилистников и характер поверхности семян, наблюдаемый при исследовании в сканирующем микроскопе. От общей группы рассматриваемых здесь родов он отделяет вельтеймию, эукомис, ургинею и южноафриканских представителей родов *Scilla* (*Ledebouria*) и *Hyacinthus*, помещая остальные роды в единую группу.

На основе суммы морфологических признаков R. Salisbury (1866) разделял трибу сциллейных на 4 подтрибы: 1 — *Eucomis*, *Massonia*, *Hyacinthus brevifolius*; 2 — *Lachenalia*, *Veltheimia*, *Uropetalon*; 3 — *Hyacinthus*, *Muscari*, *Bellevalia*, *Scilla*; 4 — *Ornithogalum*, *Albuca*, *Hyacinthus convallarioides*. Таксономия J. Baker (1870), основанная только на типе строения околоцветника — сростно или раздельнолепестного, является еще менее естественной. В одну группу оказываются включенными *Dipcadi*, *Veltheimia*, *Muscari*, *Hyacinthus*, *Puschkinia*, *Chionodoxa* и др., в другую — *Urginea*, *Eucomis*, *Scilla*, *Camassia*, *Ornithogalum*, *Albuca* и др. Из других авторов, которые рассматривали трибу сциллейных в полном объеме, можно указать A. Engler (1888), K. Krause (1930) и H. Melchior (1964). Они не дают внутритрибальной таксономии, но порядок следования родов более или менее соответствует принципу, принятому Baker. H. Huber (1969) наиболее примитивными родами трибы считает камассию и птицемлечник, имеющих несросшиеся чашелистики со многими жилками. От камассии он выводит остальные группы сциллейных, обладающие голубыми цветками и более или менее сферическими семенами в порядке все более увеличивающегося срастания частей околоцветника — *Endymion* и *Scilla*; *Chionodoxa* и *Puschkinia*; *Hyacinthus* и *Muscari*. Если исключить из этого списка камассию, он вполне будет соответствовать первой из выделенных нами групп. Остальные роды Huber, как и мы, считает в определенной степени связанными с птицемлечником. Здесь следует отметить, что если большинство родов второй группы имеет плоские семена, то род *Ornithogalum* занимает по этому признаку промежуточное положение. У него семена имеют форму сектора сферы.

Первое эмбриологическое исследование группы было предпринято R. Wunderlich (1937—1938). Из ее выводов интересно отметить найденное отличие сциллейных от *Lilioideae* и некоторое сходство их с *Allioideae*. Это соответствует представлению о значительной изолированности *Lilioideae* от остальных групп лилейных (Чупов, Кутявина, 1980).

L. Buchner (1949), более глубоко исследовавшая трибу *Scilleae*, на основании эмбриологических признаков выделяет следующие группы родов: *Albuca*, *Dipcadi*, *Galtonia*; *Eucomis*, *Veltheimia*, *Lachenalia*; *Ornithogalum*, *Muscari*, *Puschkinia*; *Scilla*, *Hyacinthus*. Роды *Drimiopsis*, *Urginea* и *Camassia* не входят ни в одну из групп. Можно видеть, что только положе-

ние рода *Ornithogalum* в одной группе с *Muscari* и *Puschkinia* значительно отличается от деления, предпринятого нами, и крупных таксонов Huber.

Предложенное нами на основе серологических данных разделение трибы *Scilleae* на две группы хорошо совпадает с их географическим распространением. Роды *Scilla*, *Chionodoxa*, *Hyacinthus*, *Bellevalia*, *Muscari*, *Puschkinia* в основном приурочены к Средиземноморью и Передней Азии. Южноафриканские представители родов *Scilla* и *Hyacinthus*, возможно, и не так близки к ним, как казалось раньше (см.: Баранова, 1965; Jessop, 1970, 1975; Bentzer et al., 1974). Роды, тяготеющие к птицемлечнику, имеют областью своего распространения тропическую и Южную Африку с небольшим количеством представителей в Юго-Западной Азии, Индии и Макаронезии. Лишь род *Ornithogalum* почти одинаково обилен как в северном, так и в южном полушариях.

Интересную корреляцию можно отметить и в строении кариотипов растений этих двух групп. Роды *Galtonia* (Newton,[1] 1924; Sato, 1942; Левитский, 1976); *Eucomis* (Kcerperich, 1929—1930; Dalrington, 1932; Sato, 1942); *Dipcadi* (Sato, 1942; Battaglia, 1953—1954; Mahabala et al., 1954; Fernandes et al., 1962; Jones et al., 1967; Rejon, 1978); *Urginea* (Sato, 1942; Martinoli, 1948—1949; Ciuffrida, 1950; Maugini, 1953; Battaglia, 1957, 1958; Battaglia et al., 1972; Oyewole, 1975) и многие африканские представители рода *Ornithogalum*[2] (Heitz, 1926; Sato, 1942; Martinoli, 1950; Newes, 1952; Oorsid, 1963; Czapik, 1966, 1967, 1972; Агапова, 1966, 1971, 1974, 1977; Cullen et al., 1967; Barros-Newis, 1973; Markowa et al., 1974; Sen, 1977; Rejon, 1978) характеризуются очень асимметричным кариотипом. Как правило, все крупные хромосомы у них акро- и субтелоцентрические. Более или менее метацентрическими бывают только мелкие хромосомы. Часто встречаются производные числа хромосом 2n=20, 40, 60.

Для родов *Scilla* (Heitz, 1926; Sato, 1936, 1942; Maude, 1940; Martinoli, 1948—1949, 1961; Battaglia, 1949, 1955, 1956; Maugini, 1952, 1953, Castigilla, 1955; Martin at al,. 1957; Захарьева и др., 1962; Borgen, 1969, 1970; Roy, 1971; Rejon, 1978); *Chionodoxa* (Sato, 1942); *Hyacinthus* (Heitz, 1926; Darlington, 1932; Tatsuno et al., 1960; Bentzer et al., 1974); *Muscari* (Захарьева и др., 1962; Garbari, 1966; Borgen, 1969; Nevis, 1973; Левитский, 1976); *Puschkinia* (Darlington, 1936; Sato, 1942) характерны гораздо более симметричные кариотипы с наличием крупных мета- и субметацентрических хромосом. Наиболее распространенным числом хромосом являются 2n=8, 16, 18, 36. Число 2n=20 встречается редко. Исключением является секция *Leopoldia* рода *Muscari* с довольно асимметричным кариотипом и некоторые представители рода *Scilla*.

В заключение можно сказать, что, видимо, единая группа сциллейных (за исключением рода *Camassia* и, вероятно, *Veltheimia*) распадается по серологическим данным на две группы:

1. *Scilla*, *Chionodoxa*, *Hyacinthus*, *Bellevalia*, *Muscari*, *Puschkinia*;
2. *Ornithogalum*, *Galtonia*, *Eucomis*, *Dipcadi*.

Подтверждение этому можно видеть в данных по географическому распространению родов, кариологии, макроморфологии, морфологии и анатомии семян и частично эмбриологии. Примитивные черты в морфологии, широкое географическое распространение, наличие как симметричного, так и ассиметричного кариотипов, промежуточный характер формы семян, сходство по эмбриологическим признакам с подтрибой собственно сциллейных позволяют считать род *Ornithogalum* наиболее сходным с анцестральным типом трибы *Scilleae* в целом.

Кроме рассмотренной выше, на основании серологических данных, приведенных в таблице, можно выделить следующие группы родства:

---

[1] Ссылки на указываемые ниже кариологические работы, не приведенные в списке литературы, можно найти в библиографических справочниках «Хромосомные числа цветковых растений» (1969) и «Index to plant Chromosome numbers for 1967—1977».

[2] Литература по родам *Ornithogalum* и *Scilla* использована частично.

3. *Ruscus*, *Semele*, *Danaë*, *Convallaria*;
4. *Camassia*, *Hosta*, *Agave*, *Yucca*;
5. *Hemerocallis*, *Phormium*, *Dianella*.

Более подробно эти группы будут рассмотрены в следующей статье.

ЛИТЕРАТУРА

Баранова М. В. (1965). Гиацинт. М.; Л. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ал. А. Федорова. Л. — Чупов В. С., Кутявина Н. Г. (1978). Сравнительное иммуноэлектрофоретическое исследование белков семян лилейных. Бот. ж., 63, 4. — Чупов В. С., Кутявина Н. Г. (1980). Филогения некоторых групп лилейных по данным серологического анализа. В кн.: Систематика и эволюция высших растений. Л. — Чупов В. С., Кутявина Н. Г., Морозова Н. С. (1978). Систематические связи между родами *Hosta*, *Yucca* (*Liliaceae*) и *Agave* (*Amaryllidaceae*). Тез. докл. VI Дел. съезда ВБО. Кишинев. — Baker J. G. (1870). A revision of the genera and species of herbaceus capsular gamophyllous *Liliaceae*. J. Linn. Soc. London (Bot.), 11, 54, 55. — Bentzer B., Bothmer R., Wendelbo P. (1974). Cytology and morphology of the genus *Hyacinthus* s. str. (*Liliaceae*). Bot. Not. (Lund), 127. — Buchner L. (1949). Vergleichende embryologische studien an *Scilloideae*. Österr. Bot. Zeitschr., 95. — Endlicher S. (1836—1840). Genera plantarum secundum ordines naturales disposita. Vindabonnae. — Engler A. (1888). *Liliaceae*. In: Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2, 5. — Huber H. (1969). Die Samenmerkmale und Verwandtschaftsverhaltnisse der Liliifloren. Mitt. Bot. Staatssamb., 8. — Jessop J. P. (1970). Studies in the bulbous *Liliaceae*. 1. *Scilla*, *Schizocarphus* and *Ledebouria*. J. S. Afr. Bot., 36, 4. — Jessop J. P. (1975). Studies in the bulbous *Liliaceae* in South Africa. 5. Seed surface characters and generic groupings. J. S. Afr. Bot., 41, 2. — Index to Plant Chromosome numbers for 1967—1977. Utrecht. — Krause K. (1930). *Liliaceae*. In: Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien, ed. 2, 15a, 2. — Lindley J. (1836). A natural system of botany. London. — Melchior H. (1964). Reihe Lilieflorae. In: A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien, 2, 12. Berlin—Nicolassee. — Salisbury A. R. (1866). The genera of plants. A fragment containing part of Liriogame, 6. London. — Wunderlich R. (1937—1938). Zur vergleichende Embryologie der *Liliaceae*. *Scilloideae*. Flora (Regensb.), 32, 132.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 XII 1979.

УДК 581.9 (571)

В. М. Старченко, Э. В. Бойко

НОВЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ЗАНОСНЫХ И РЕДКИХ РАСТЕНИЙ НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ

V. M. STARCHENKO, E. V. BOYKO. NEW HABITATS OS SOME ADVENTIVE AND RARE PLANTS IN THE FAR EAST

Указываются новые местонахождения для 16 заносных и 3 редких видов, собранных на Камчатке, Курильских островах (Симушир, Итуруп, Кунашир) и о. Сахалин.

Обработка материалов, собранных во время экспедиций 1977—1978 гг. на территории Камчатской и Сахалинской областей, выявила ряд интересных местонахождений некоторых заносных и редких растений. Бо́льшая часть видов (12) найдена на о. Кунашир. Данные о распространении видов взяты из основных региональных флористических сводок (Ворошилов, 1966; Воробьев и др., 1966; Воробьев и др., 1974).

Borago officinalis L. — О. Кунашир, пос Горячий пляж, у дороги, 15 IX 1977, В. М. Старченко. В пос.. Головнино (о. Кунашир) встречен в культуре как декоративное растение. Этот вид отмечен нами также как за-

носный для Приморья. В Гербариях Москвы (MHA) и Владивостока (VLAD) имеются образцы *B. officinalis* с островов Сахалин и Итуруп.

Veronica persica Poir. — О. Кунашир, пос. Головнино, у дороги, 12 IX 1977, В. М. Старченко, Н. В. Авдеев. Как заносное растение этот вид отмечен для островов Сахалин и Итуруп, а также окрестностей Владивостока.

Rhinanthus minor L. s. l. — Камчатская обл., пос. Усть-Большерецк, у дороги, часто, 16 VIII 1977, В. М. Старченко, И. Г. Иванова; Камчатская обл., Елизовский р-н, окр. пос. Ганалы, долина р. Быстрой, в массе, 24 VIII 1977, В. М. Старченко. Вид указан для Приморья, о. Сахалин, Южных Курил, а также приводится С. С. Харкевичем и Т. Г. Буч (1976) для окрестностей г. Николаевска-на-Амуре. Для Камчатки не отмечался, хотя в Гербарии Биолого-почвенного института (VLAD) имеются сборы разных лет Н. С. Пробатовой и К. Д. Степановой из отдельных пунктов Камчатской обл.

Aster tripolium L. (*Tripolium vulgare* Nees). — О. Кунашир, окр. пос. Головнино, сырой солонцеватый луг, 11 IX 1977, В. М. Старченко, Н. В. Авдеев. Впервые приводится для о. Кунашир, ранее отмечен для Приморья, островов Сахалин и Шикотан.

Aster novi-belgii L. — О. Кунашир, пос. Серноводск, у дороги; пос. Южно-Курильск, часто, 14 IX 1977, В. М. Старченко. В литературе указан как заносное растение только для Приморья.

Gnaphalium uliginosum L. — О. Итуруп, пос. Буревестник, долина р. Хвойки, 23 VIII 1978, В. М. Старченко, Н. В. Авдеев. Этот вид широко распространен на материковой части Дальнего Востока и о. Сахалин. Сравнительно недавно отмечен для островов Шикотан (Харкевич, Аветисян, 1971) и Кунашир (Алексеева, 1977).

Galinsoga parviflora Cav. — О. Кунашир, окр. пос. Головнино, у дороги, 12 IX 1977, В. М. Старченко. Новый вид для флоры Курильских о-вов.

Rudbekia hirta L. — О. Кунашир, луг в окр. пос. Головнино, в массе, 12 IX 1977, В. М. Старченко, Н. В. Авдеев; пос. Головнино, у дороги, 10 IX 1968, Н. С. Павлова. Декоративное растение, сравнительно недавно занесенное из Северной Америки (Пешкова, 1979). Известно в Приморье, где натурализовалось на о. Рейнеке (VLAD).

Bidens frondosa L. — О. Кунашир, пос. Головнино, у дороги, 11 IX 1977, В. М. Старченко, Н. В. Авдеев. Чрезвычайно сильно распространяющееся в Приморье заносное растение. Для флоры Курильских о-вов приводится впервые.

Bidens maximowicziana Oetting. — О. Кунашир, 7 км севернее пос. Третьяковка, 24 IX 1971, П. Г. Горовой, С. А. Волкова. Указывается для бассейна Амура, Приморья и о. Итуруп. Ранее для о. Кунашир не отмечалось.

Bidens radiata Thuil. — О. Кунашир, пос. Головнино, у речки, 11 IX 1977, В. М. Старченко, Н. В. Авдеев. Приводится для Камчатки, бассейна Амура, Сахалина. Новый вид для флоры Курильских о-вов.

Leucanthemum vulgare L. — Камчатская обл., пос. Усть-Большерецк, болото, 16 VIII 1977, В. М. Старченко, И. Г. Иванова. Ранее указывался для бассейна Амура (Ворошилов, 1966), Приморья, о. Сахалин и Курильских о-вов.

Cirsium vulgare (Savi) Ten. — О. Сахалин, Корсаковский р-н, окр. с. Пихтовое, у дороги, часто, 11 VIII 1977, В. М. Старченко, И. Г. Иванова. Для флоры Дальнего Востока этот вид приводится впервые.

Centaurea jacea L. — О. Кунашир, луг в 5 км юго-восточнее пос. Головнино, часто, 12 IX 1977, В. М. Старченко, Н. В. Авдеев. Впервые отмечается для флоры Курильских о-вов, ранее был найден в Приморье.

К редким и интересным находкам можно отнести *Harrimanella stellerana* (Pall.) Cov., собранную нами 13 VIII 1978 на вершине горы Буревестник (о. Итуруп), *Papaver miyabeanum* Tatew. и *Saussurea kurilensis* Tatew., найденные 8 VIII 1978 на о. Симушир. В «Определителе высших растений Сахалина и Курильских островов» первый вид приводится для о. Пара-

мушир, а два других — для о. Уруп. Е. М. Егорова и М. С. Александрова (1977) отметили наличие редкой эндемичной *Saussurea kurilensis* на вулкане Буревестник (о. Итуруп). M. Tatewaki (1957) указывает *Harrimanella stellerana* для островов Итуруп, Кетой, Расшуа, Парамушир; *Papaver miyabeanum* — для островов Матуа, Симушир, Уруп, Итуруп и *Saussurea kurilensis* — для островов Уруп, Симушир. Наши находки подтверждают данные Tatewaki о широком распространении этих трех видов на Курильских о-вах.

Сравнительно недавно для флоры о. Кунашир отмечены два новых вида: *Leontodon autumnale* L., собранный в окрестностях Серноводска (Нечаева, Алексеева, 1976), и *Bidens tripartita* L., собранный в окрестностях пос. Менделеево (Верхолат, 1979). Нами эти растения также найдены на о. Кунашир, но южнее — в окрестностях пос. Головнино.

Цитированные образцы переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE).

Авторы выражают глубокую признательность Д. П. Воробьеву и П. Г. Горовому за просмотр и уточнение определений видов.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеева Л. М. (1977). Флористические находки на о. Кунашир. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 103. — Верхолат В. П. (1979). Флористические находки на о. Кунашир. Нов. сист. высш. раст., 16. — Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой П. Г., Шретер А. И. (1966). Определитель растений Приморья и Приамурья. Л. — Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Гурзенков Н. Н., Доронина Ю. А., Егорова Е. М., Нечаева Т. И., Пробатова Н. С., Толмачев А. И., Черняева А. М. (1974). Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. Л. — Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. М. — Егорова Е. М., Александрова М. С. (1977). Новые флористические находки на островах Итуруп и Сахалин. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 105. — Нечаева Т. И., Л. М. Алексеева. (1976). Флористические находки на Дальнем Востоке. Нов. сист. высш. раст., 13. — Пешкова Г. А. (1979). Семейство *Asteraceae*. В кн.: Флора Центральной Сибири, 2. Новосибирск. — Харкевич С. С., Аветисян В. Е. (1971). К флоре о. Кунашир. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 80. — Харкевич С. С., Буч Т. Г. (1976). Флористические новинки для советского Дальнего Востока. Нов. сист. высш. раст., 13. — Tatewaki M. (1957). Geobotanical studies on the Kurile islands. Acta Horti Gotoburg., 21.

Тихоокеанский институт
биоорганической химии ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 14 I 1980.

УДК 582.683.2+582.594.2 (571.66)

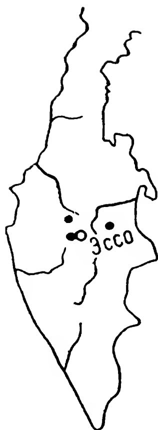
А. П. Хохряков, А. Н. Беркутенко

EUTREMA EDWARDSII, DRABA STENOPETALA (CRUCIFERAE) И *SPIRANTHES SINENSIS (ORCHIDACEAE)* НА КАМЧАТКЕ

A. P. KHOKHRIAKOV, A. N. BERKUTENKO. *EUTREMA EDWARDSII, DRABA STENOPETALA (CRUCIFERAE)* AND *SPIRANTHES SINENSIS (ORCHIDACEAE)* FROM KAMCHATKA

Сообщается о находках трех видов на Камчатке. *Draba stenopetala* является новым видом для флоры полуострова. Обсуждаются ее родственные отношения. Единственные известные ранее местонахождения *Eutrema edwardsii* и *Spiranthes sinensis* дополняются новыми.

Флора п-ова Камчатка считается одной из самых хорошо изученных благодаря исследованиям В. Л. Комарова (1929) и E. Hultén (1928). Однако это касается в основном лишь восточной и центральной (долинной)



Распространение *Eutrema edwardsii* на п-ове Камчатка (отмечено *черными точками*).

частей полуострова, флора же высокогорий этого региона во многом стается изученной недостаточно. Это, в частности, показывают сборы, произведенные авторами настоящей статьи в районе пос. Эссо и Долине Гейзеров. В первом пункте были обнаружены такие редкие для полуострова виды, как *Festuca hyperborea* Holmen, *Carex scirpoidea* Michx., *Eutrema edwardsii* R. Br., *Draba stenopetala* Trautv., во втором — *Spiranthes sinensis* (Pers.) Ames. Ниже более подробно сообщаем о местонахождениях трех последних видов.

1. Как уже указывалось одним из авторов данной заметки (Беркутенко, 1966) в статье, посвященной распространению *Eutrema edwardsii* и *Thlaspi kamtschaticum* Karav. на Дальнем Востоке, впервые циркумполярный арктоальпийский вид *E. edwardsii* был приведен для Центральной Камчатки (р. Анауна) Hultén (1928) на основании сбора участника шведской экспедиции на Камчатку Малеза в 1926 г. В. Л. Комаров (1929) привел *E. edwardsii* для п-ова Камчатка, процитировав только сбор Малеза. О достоверности этих указаний мы судить не могли, так как не видели гербарных образцов Малеза, хранящихся, по всей вероятности, в Стокгольме. Последующие указания *E. edwardsii* для Камчатки были основаны на смешении ее с *T. kamtschaticum*. Южная граница *E. edwardsii*, как на всем Дальнем Востоке, так и на Камчатке, в частности, оставалась неясной.

В Гербарии Московского государственного университета нам удалось обнаружить экземпляр *E. edwardsii*, собранный П. Т. Новограбленовым, обследовавшим флору Камчатки по заданию В. Л. Комарова: «Безымянная сопка Ключевской группы, верхнеальпийская область, 24 VII 1927».

В августе 1978 г. А. П. Хохряков и М. Т. Мазуренко посетили окрестности пос. Эссо, расположенного в центре п-ова Камчатка, примерно на одной широте с Безымянной сопкой Ключевской группы. Здесь на сырой лужайке в верховьях распадка на высоте около 700—800 м над ур. м. в окружении *Poa arctica* R. Br., *Arnica lessingii* Greene, *Parnassia palustris* L., *Claytonia sarmentosa* C. A. Mey., *Delphinium brachycentrum* Ledeb., *Valeriana capitata* Pall., *Lagotis glauca* Gaertn., *Saussurea pseudotilesii* Lipsch. Хохряков и Мазуренко собрали довольно большую серию экземпляров *Eutrema edwardsii* в стадии плодоношения. Растения хорошо развиты, 20—30 см выс., с сохранившимися прикорневыми листьями. Принадлежность их к *E. edwardsii* бесспорна.

Таким образом, подтвердилось указание *E. edwardsii* для о-ова Камчатка. Пос. Эссо находится примерно в 50 км к югу от р. Анауна, на которой Малез собирал *E. edwardsii*. Являются ли данные местонахождения (см. рисунок) южными форпостами распространения на Камчатке арктоальпийской *E. edwardsii*, покажут дальнейшие исследования флоры Камчатки. Но вряд ли имеет место действительная дизъюнкция между местонахождениями в Центральной Камчатке и пунктами произрастания этого вида на Корякском нагорье, показанными С. С. Харкевичем (1978).

По нашим наблюдениям на Колымском нагорье,[1] *E. edwardsii*, не являясь редким видом, растет обычно в небольшом числе и особенно малоприметна в мохово-осоково-кустарничковых тундрах. Этим отчасти объясняется тот факт, что ареал *E. edwardsii* в Камчатской области еще нельзя считать выявленным.

2. Новым видом для п-ова Камчатка является найденная Хохряковым и Мазуренко в окрестности пос. Эссо *Draba stenopetala*. Этот арктоберингий-

[1] Распространение этого вида в данном регионе освещено нами ранее (Хохряков, 1973а, 1975; Беркутенко, 1976).

ский вид также был собран в стадии зрелых семян на небольшой ровной щебнистой площадке на высоте свыше 1000 м над ур. м., на которой более ничего не росло. На другой, подобной же рядом расположенной площадке рос также только один вид рода *Saxifraga* L. из секции *Trachyphyllum* Gaudin, видимо, *S. cherlerioides* D. Don. Ближайшие известные местонахождения *Draba stenopetala* в Камчатской обл. находятся на Корякском нагорье (Харкевич, Буч, 1976) и о. Карагинском (Харкевич и др., 1979). Распространение *D. stenopetala* на Аляске и Юконе показано Hultén (1968), на Чукотке — А. И. Толмачевым (1975). На Колымском нагорье *D. stenopetala* до настоящего времени обнаружена только в одном месте — на Ольском плато, где нашли себе приют и многие другие арктические растения, находящиеся здесь на положении реликтов (Юрцев, Хохряков, 1975).

Подушковидный облик *D. stenopetala*, обитающей в горах на открытых местах, делает ее внешне похожей на ряд кавказско-переднеазиатских представителей рода *Draba* L. Э. Р. Траутфеттер (1879), Н. А. Буш (1919), Р. Р. Поле (1925) относили *D. stenopetala* к секции *Aizopsis* DC. По мнению Толмачева (1952), сходство ее с переднеазиатскими видами секции *Aizopsis* — результат конвергенции. Толмачев оказался прав, предположив, что наиболее близкие к *D. stenopetala*, как и к другим представителям серии *Pilosae* Tolm., виды обнаруживаются лишь в Кордильерах Северной Америки. Среди изученного одним из авторов (А. Н. Беркутенко) североамериканского материала наиболее близкородственным *D. stenopetala* видом представляется *D. paysonii* MacBride, произрастающая около верхней границы леса на каменистых осыпях в Скалистых горах и дизъюнктивно на Аляске (Mulligan, 1971). Она имеет такой же подушковидный облик, короткие стрелки, такой же формы и размеров стручочки, но лепестки (тоже желтые!) шире чашелистиков, в то время как у *D. stenopetala* они почти линейные, у́же чашелистиков. Небольшие отличия имеются и в характере опушения.

Благодаря нахождению на п-ове Тайгонос на юге Магаданской обл. нового вида *D. majae* Berkut. et Khokhr. (Хохряков, Беркутенко, 1979) уменьшилась обособленность *D. stenopetala* и среди североазиатских видов рода *Draba*.

Толмачев (1975) в качестве синонима *D. stenopetala* приводит *D. densifolia* Nutt. Изучение канадских образцов, присланных нам специалистом по североамериканским представителям рода *Draba* Маллигэном и определенным им как *D. densifolia*, показало, что признание *D. densifolia* синонимом *D. stenopetala* ошибочно. *D. densifolia* — вид близкородственный, а возможно, как это могут показать дальнейшие исследования, даже тождественный *D. pilosa* DC.

3. В. Н. Ворошилов (1966) в пределах советского Дальнего Востока указывает *Spiranthes sinensis* (Pers.) Ames для Приморья, Курил и Сахалина. 21 IX 1975 этот вид был собран А. Н. Беркутенко и А. Н. Полежаевым на Камчатке в Долине Гейзеров в пойме ручья Водопадного. Здесь на влажном глинистом склоне близ термальных источников *S. sinensis* представлен разреженно растущими особями 12—15 см выс. На этом же склоне обычны *Ophioglossum thermale* Kom., *Fimbristylis ochotensis* (Meinsh.) Kom., *Lycopus uniflorus* Michx., *Filipendula camtschatica* (Pall.) Maxim., *Botrychium robustum* (Rupr.) Underw., *Bidens radiata* Thuill.

Несмотря на то что сборы производились во второй половине сентября, растения еще не успели совсем отцвести и можно было видеть розовую окраску цветков, расположенных на спирально скрученной железистоопушенной оси соцветия.

Данная находка является третьей из ставших нам известными находок *S. sinensis* на Камчатке: 1. «Верховье р. Гейзерной, на истощенном плато, 5 VIII 1961, К. Д. Степанова» (VLA). Еще один сбор этого орхидного был также произведен в Долине Гейзеров: 2. «Лужайка по реке Гейзерной,

23 VIII 1974, Т. Н. Перова» (Гербарий Ленинградского государственного университета).

Обнаружение на Камчатке рассмотренных здесь видов является свидетельством того, что тщательное обследование флоры Камчатки позволит еще не только уточнить ареалы многих видов на полуострове, но и выявить новые для данного региона виды, имеющие важное значение для ботанико-географического районирования этой интересной территории.

ЛИТЕРАТУРА

Беркутенко А. Н. (1976). *Eutrema edwardsii* R. Br. и *Thlaspi kamtschaticum* Karav. (*Cruciferae*) на Дальнем Востоке. Бот. ж., 61, 12. — Буш Н. А. (1919). Род *Draba* L. В кн.: Флора Сибири и Дальнего Востока, 3. Изд. Акад. наук. — Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. М., Наука. — Комаров В. Л. (1929). Флора полуострова Камчатки, 2. Л., Изд. АН СССР. — Толмачев А. И. (1952). Арктические *Draba* серии *Pilosae* Tolm. В кн.: Ареал, I. М.; Л. Изд. АН СССР. — Толмачев А. И. (1975). Род *Draba* L. В кн.: Арктическая флора СССР, 7. Л., Наука. — Харкевич С. С. (1978). К вопросу о распространении *Thlaspi kamtschaticum* Karav. и *Eutrema edwardsii* R. Br. в Камчатской области. Бот. ж., 61, 8. — Харкевич С. С., Буч Т. Г. (1976). Сосудистые растения северной Корякии. — Бот. ж., 61, 8. — Харкевич С. С., Буч Т. Г., Баркалов В. Ю., Горшков М. Ю., Кожевников А. Е. (1979). Дополнения к флоре сосудистых растений о. Карагинский (Берингово море). Бот. ж., 64, 5. — Хохряков А. П. (1973а). К флоре южной части Магаданской области. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 88. — Хохряков А. П. (1973б). Редкие виды растений из южной части Магаданской области. Бот. ж., 58, 12. — Хохряков А. П. (1975). Редкие и новые для Колымского нагорья виды растений. Бот. ж., 60, 10. — Хохряков А. П., Беркутенко А. Н. (1979). Два новых вида *Draba* с Охотского побережья. Бот. ж., 64, 5. — Юрцев Б. А., Хохряков А. П. (1975). Анализ флоры Ольского плато. Бюл. МОИП, отд. биол., 80, 2. — Hultén E. (1928). Flora of Kamtschatka and the adjacent islands, 2. Stockholm. — Hultén E. (1968). Flora of Alaska and neighbouring territories. Stanford. — Mulligan G. A. (1971). Cytotaxonomic studies of *Draba* species of Canada and Alaska: *D. ventosa*, *D. ruaxes* and *D. paysonii*. Canad. J. Bot., 49, 8. — Pohle R. (1925). *Drabae asiaticae*. Feddes Repert. (Beih.), 32. — Trautvetter E. R. (1879). Flora terrae Tschuktschorum. Acta Horti Petropol., 6, 1.

Институт биологических
проблем Севера ДВНЦ АН СССР,
Магадан.

Получено 30 X 1979.

УДК 581.4 : 631.542

Г. П. Белостоков

ВОЗРАСТНЫЕ ФАЗЫ В МОРФОГЕНЕЗЕ ПОДРОСТА ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

G. P. BELOSTOKOV. AGE PHASES IN MORPHOGENESIS OF THE JUVENILE WOODY PLANTS

Рассмотрены возрастные фазы морфогенеза подроста древесных растений; им дана новая трактовка. Прослежен переход одной возрастной фазы в другую. Выделены два пути в развитии структуры подроста.

Подрост древесных растений является еще далеко неиспользованным резервом наших лесов. Успешному использованию подроста издавна препятствовало недостаточно внимательное отношение к нему, следствием чего оказывалась низкая выживаемость молодняка. Причины этого кроются в слабом знании особенностей морфогенеза подроста и зависимости его развития от экологических факторов, определяющих возможность выживания. Подрост — основа естественного возобновления лесов, гибель его — непозволительная расточительность природных богатств.

Анализ имеющейся литературы позволяет заключить, что подрост древесных растений не был для морфологов предметом специального изучения. Не исследовалось развитие его структурных особенностей и приспособительных возможностей, недостаточно четкое вычленение переломных моментов морфогенеза не позволило составить целостную картину структурных изменений ювенильных древесных растений. В определении возрастных фаз подроста древесных растений среди специалистов существуют противоречия, их взгляды относительно критериев морфологической оценки той или иной фазы сильно расходятся.

Настоящая статья представляет собой попытку выделить возрастные фазы в морфогенезе подроста 10 видов древесных растений, произрастающих в лесах средней полосы европейской части СССР (Смоленская, Калининская и Куйбышевская области): ель обыкновенная *Picea abies* Kar., сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* L., береза повислая *Betula pendula* Roth, вяз гладкий *Ulmus laevis* Pall., клен остролистный *Acer platanoides* L., липа мелколистная *Tilia cordata* Mill., дуб черешчатый *Quercus robur* L., рябина обыкновенная *Sorbus aucuparia* L., осина обыкновенная *Populus tremula* L., ясень обыкновенный *Fraxinus excelsior* L.

Методика исследований

Выбор исследуемых растений проводили в естественных условиях; растения подбирали по возможности одновозрастные из произрастающих в идентичных условиях по сомкнутости крон (0.3—0.6), рельефу, почве, увлажнению, освещению и т. д. Весной и летом — три раза, осенью — два раза в месяц — выкапывали не менее 5 растений каждого вида (проростки, всходы, сеянцы и подрост).

Изучение морфогенеза подроста древесных растений производили путем сравнительного морфолого-анатомического исследования строения почек, годичных побегов, ветвей, кроны и габитуса подроста. При анатомических исследованиях семян, плодов, побегов всходов и почек мы пользовались методикой микроскопической техники, предложенной Н. А. Наумовым и В. Е. Козловым (1954). Возраст подроста определяли подсчетом годичных колец.

В лесоводственной практике подрост по качеству принято разделять на благонадежный и неблагонадежный (Гулисашвили, 1956; Злобин, 1970; Бебия, 1972, и др.). Мы сосредоточили свое внимание в основном на изучении морфогенеза благонадежного подроста, так как неблагонадежный не имеет производственного значения.

Литературный обзор

Период в развитии молодых древесных растений от прорастания семян до зрелого состояния получил неодинаковое наименование и по-разному подразделяется на подпериоды. И. В. Мичурин (1948) называл его юношеским; И. Д. Богдановская-Гиенэф (1926), И. Г. Серебряков (1952), А. К. Ефейкин (1956), М. Х. Чайлахян (1958), Ф. М. Куперман, Е. И. Ржанова (1963), А. Леопольд (1968) — ювенильным; П. Г. Шитт, З. А. Метлицкий (1940), И. Н. Никитин (1949), П. Г. Шитт (1952, 1958) — периодом усиленного развития вегетативных органов; М. Д. Данилов (1949, 1950) — периодом усиленного восходящего роста. У травянистых многолетних растений Т. А. Работнов (1950) назвал этот период виргинильным и разделил его на подпериоды: всходы, ювенильный и прематурный. Такие же подпериоды в жизни молодых растений выделяет и А. А. Уранов (1960), заменяя название «прематурный» более подходящим, по его мнению, термином «имматурный». Эта же классификация успешно была применена для выделения возрастных состояний у молодых древесных растений (Заугольнова, 1968, 1974; Чистякова, 1979).

Большинство исследователей изучение морфогенеза растений начинают с характеристики их эмбрионального состояния. О формировании (эмбриогенезе) семян имеется большая литература (Hofmeister, 1851; Hanstein, 1870; Haberland, 1877; Schnarf, 1929, 1933; Поддубная-Арнольди, 1944, 1964; Яковлев, 1951; Яковлев, Жукова, 1973; Герасимова-Навашина, 1951; Модилевский, 1951, 1953; Магешвари, 1954; Цингер, 1958; Гапоненко, 1958; Грушвицкий, 1961, 1963, и др.), из которой следует, что зародышевый период можно подразделить на две возрастные фазы: предзародыша и зародыша.

В ботанической литературе нередко понятие «всход» смешивается с понятием других возрастных фаз, протекающих в постэмбриональный период развития подроста (Hempel, Wilhelm, 1889; Velenovsky, 1905; Hufford, 1939; Hubermann, 1940; Amman, 1954, и др.). Например, Серебряков (1952 : 75) пишет: «Всходы, или проростки, в отличие от зародышей с их гетеротрофным питанием и развитием в тканях и под защитой материнского организма, представляют собой самостоятельные растения с функционирующей корневой системой и, как правило, фотосинтезирующими зелеными листьями». На наш взгляд, в данном случае в понятии «всход» объединено три возрастных фазы: проросток, всход и сеянец. Подобное смешивание возрастных фаз постэмбрионального развития растений можно найти в работах и других исследователей (Sterckx, 1900; Thomas, 1907, 1914; Hill, Fraine, 1912, 1914; Васильченко, 1396, 1937; Кренке, 1940; Санников, 1963; Слепян, 1968, Заугольнова, 1968, 1974, и др.).

Ювенильный период характерен для однолетних и многолетних сеянцев древесных растений, когда происходит формирование главного побега, который под пологом леса может находится в неветвящемся состоянии до двадцатилетнего возраста (Pessin, 1934; Фишер, 1939; Зепалов, 1946).

В лесоводстве возрастная фаза «подрост» разделяется на две подфазы: подрост и жердняк (Кравчинский, 1905; Яхонтов, 1909; Тальман, 1952; Соловьев, 1954, и др.). Ботаники также применяют подобное разделение (Иванова, 1953; Карпов, 1956, 1960; Якшина, 1965, и др.). Серебряков (1962) различает у имматурных древесных растений две фазы: кустовидную и древовидную.

Некоторые исследователи установили, что неблагоприятные условия роста способствуют развитию кустовидной формы у целого ряда видов древесных растений (Kihlmann, 1890; Асосков, 1931; Запрягаева, 1951, и др.). Особенно привлекло внимание ботаников строение очень угнетенного подроста, получившего название «торчкового» (Юницкий, 1927; Иванова, 1953; Серебряков, 1962; Карпов, 1969, и др.).

Многие исследователи главное внимание уделяют древовидному подросту. Древовидный подрост — единый организм со сложным соподчинением надземных и подземных органов, в системе которых преобладает главная ось, нарастающая в длину и толщину быстрее, чем боковые ветви. Можно выделить несколько точек зрения, так или иначе объясняющих причину возникновения древовидного подроста. Одна из них называется трофической, согласно которой неравномерное распределение питательных веществ между побегами определяет интенсивность их роста и расположение в пространстве (Goebel, 1908); другая — структурная — берет за основу данные о строении проводящей системы, которая у верхних побегов более развита, что способствует усиленному снабжению их питательными веществами и лучшему росту (Huber, 1924, 1926); третья — гормональная — исходит из действия определенных веществ, стимулирующих рост одних побегов и угнетающих развитие других (Errera, 1904; Mogk, 1914; Went, 1932; Czaja, 1935; Zimmermann, 1936; Зединг, 1955, и др.); четвертая — экологическая, соответственно которой влияние внешних факторов является наиболее действенной причиной, ускоряющей рост верхних побегов и определяющей направление их роста, что вызывает угнетение и

гибель нижних ветвей (Frank, 1872; Müller, 1877; Vöchting, 1878; Wiesner, 1907; Münch, 1938; Hulden, 1941, и др.).

Таким образом, литературные данные свидетельствуют, что вопрос о периодизации онтогенеза молодых древесных растений окончательно еще не решен. Выделенные периоды и фазы их развития носят часто весьма неопределенный характер; различные исследователи по-разному представляют себе морфофизиологическое состояние молодых древесных растений при выделении периодов и фаз их морфогенеза.

Результаты исследований

При выделении возрастных периодов и фаз в морфогенезе молодых древесных растений от зародыша до зрелого состояния мы базировались на следующих морфофизиологических и анатомических признаках.

Морфофизиологические признаки: изменения в строении зародыша при прорастании семян; морфологический тип всхода; строение почечки всхода; наличие или отсутствие паузы в ее росте; время образования и расположение боковых корней на главном корне; соотношение в развитии главного побега и главного корня сеянца; соотношение в развитии главного корня и боковых корней; структурные особенности главного побега однолетнего сеянца; особенности листовых серий главного побега; способ нарастания главной оси многолетнего сеянца; изменение величины годичного прироста главной оси; изменение строения метамерных образований годичных приростов; развитие формы листьев многолетнего сеянца; особенности возникновения и ветвления спящих почек; продолжительность их жизни; начало ветвления главной оси; соотношение в росте главной оси и боковых ветвей; расположение боковых ветвей на главной оси; особенности отмирания главной оси; характер замещающего побегообразования; развитие, жизненное состояние, размеры и форма многолетнего основания; количество живых скелетных ветвей; особенности кущения подроста; расположение в пространстве скелетных ветвей; способность к образованию отводков, корневищеподобных ветвей и парциальных кустов; форма кроны; характер развития листовой поверхности подроста; наличие или отсутствие у него лидерной ветви; морфологические особенности развития подроста в жердняк; формирование кроны у жердняка.

Анатомические признаки: особенности формирования проводящей системы проростка, изменения в анатомическом строении всхода; гистологические изменения сеянца; характер развития зрелых анатомических признаков подроста.

В морфогенезе подроста мы считаем возможным выделить следующие возрастные периоды и фазы (рис. 1): эмбриональный период (фазы предзародыша, зародыша), предъювенильный (фазы проростка, всхода), ювенильный (фазы однолетнего сеянца, многолетнего сеянца), имматурный (фазы древовидного подроста; кустовидного одноосного подроста; кустовидного двухосного подроста; кустовидного многоосного подроста; многоосного подроста, образованного несколькими парциальными кустами), виргинильный (фазы жердняка, кронного дерева).

В строении зародышей хвойных и лиственных древесных растений существуют черты сходства и различия. Сходство обнаруживается в наличии одних и тех же структур у зародышей. Вместе с тем зародыши хвойных в отличие от лиственных формируют больше семядолей. Изучение зародышей хвойных и особенно ели обыкновенной дало возможность подтвердить имеющееся в литературе указание, что большое число семядолей хвойных — это вторичный признак. Почечка у зародышей лиственных редко сильнее развита, чем у зародышей хвойных. Гипокотиль у зародышей хвойных и лиственных древесных растений морфологически выражен отчетливо, но анатомическая структура его разная. Зародыши хвойных имеют морфологически оформившийся корень. Зародышевый корень лиственных может быть развит в разной степени. Это позволяет выделить зародыши

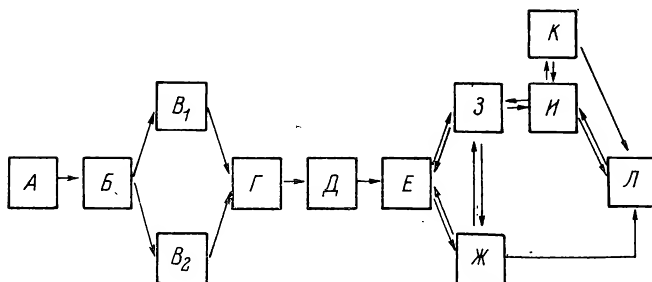


Рис. 1. Схема последовательности возрастных фаз в морфогенезе подроста древесных растений.

А — зародыши; *Б* — проросток; B_1 — гипокотильный всход, B_2 — эпикотильный всход; *Г* — однолетний сеянец; *Д* — многолетний сеянец; *Е* — древовидный подрост; *Ж* — кустовидный одноосный подрост; *З* — кустовидный двухосный подрост; *И* — многоосный подрост, образованный вторичным кустом; *К* — многоосный подрост, образованный несколькими парциальными кустами; *Л* — жердняк.

с морфологически развитым зачаточным корнем (сосна, вяз, клен) и зародыши с конусом нарастания корня (дуб, осина) (рис. 2, *А*) (Белостоков, 1962).

Характерная биоморфологическая черта проростка состоит в том, что у него из-под покровов семенной кожуры или околоплодника первым появляется главный корень, тогда как зачаточный главный побег остается еще под этими покровами. Быстро развивается первичная анатомическая структура проростка. Многие исследователи указывали, что без анатомического анализа проростка невозможно понять сложный процесс преобразования проводящей системы, совершающийся в области перехода структуры стебля в структуру корня (Chauveaud, 1911; Кондратьева-Мельвиль, 1961, 1969; Данилова, 1963; Белостоков, 1966, 1968).

Наше исследование развития проводящей системы проростка различных древесных растений показало, что ведущими факторами этого процесса следует считать индуктивное влияние проводящей системы семядолей на структуру проводящей системы главного корня; контакт их проводящих систем; слияние и разветвление проводящих пучков на пути их следования; изменение положения протоксилемы с эндархного на экзархное при следовании первичной ксилемы от верхушки гипокотиля к верхушке главного корня; характер сопряженного развития гипокотиля и главного корня; вторичные изменения в строении проводящей системы (Белостоков, 1963, 1964а, б, 1966, 1967, 1968). Фаза проростка продолжается несколько дней или недель, но по интенсивности формообразовательных процессов она не уступает последующим фазам в морфогенезе подроста (рис. 2, *Б*).

Всходы все еще продолжают разделять на надземнопрорастающие и подземнопрорастающие, тогда как более целесообразно среди них соответственно различать гипокотильные и эпикотильные всходы. У изученных древесных растений всход представляет собой самостоятельное растение с функционирующим главным корнем и фотосинтезирующими зелеными семядолями (гипокотильный всход) или чешуевидными листьями (эпикотильный всход). Примером первого типа могут служить всходы сосны, березы, вяза, клена и липы, а второго — всходы дуба. Наряду с самостоятельным питанием из почвы и путем фотосинтеза всход использует питательные вещества, находящиеся в семенах. Вполне оформившийся гипокотильный восход имеет главный корень, сильно развитый гипокотиль, семядоли и почечку, а эпикотильный — главный корень, слабо развитый гипокотиль, семядоли и зачаточный главный побег. Всход является фазой постэмбрионального развития древесных растений, зародышевые органы которых вышли из-под семенной кожуры или околоплодника, что отличает его от проростка (рис. 2, *В*).

Кроме биологических и морфологических особенностей, всход отличается еще спецификой анатомической структуры. Первичная анатомическая структура эпикотильного всхода начинает разрушаться и заменяться

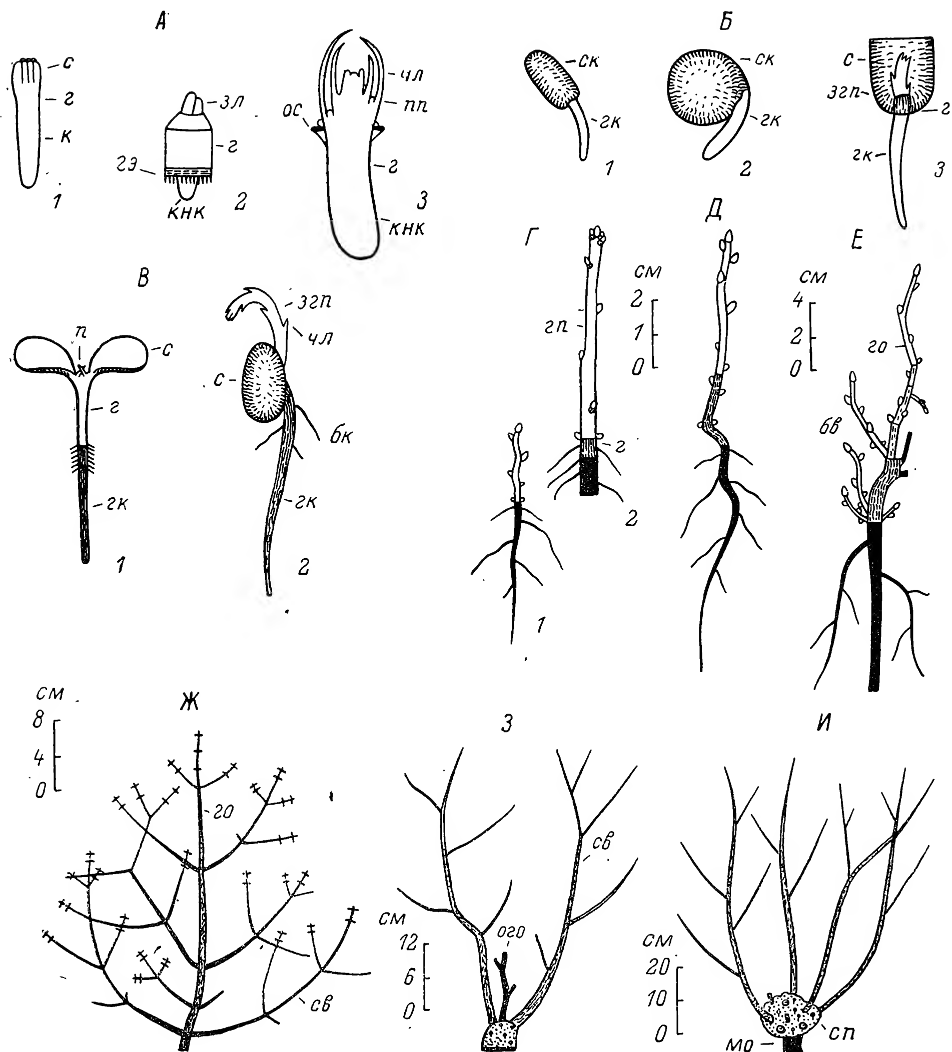


Рис. 2. Эмбриональный, предъювенильный, ювенильный и имматурный периоды древесных растений.

А — зародыши: *1* — *Pinus sylvestris*, *2* — *Populus tremula*, *3* — *Quercus robur*; *Б* — проростки: *1* — *Pinus sylvestris*, *2* — *Acer platanoides*, *3* — *Quercus robur*; *В* — всходы: *1* — *Betula pendula*, *2* — *Quercus robur*; *Г* — однолетний сеянец: *1* — с симподиальным нарастанием главного побега, *2* — с моноподиальным нарастанием главного побега; *Д—И* — то же, что на рис. 1. *г* — гипокотиль, *к* — корень, *п* — почечка, *с* — семядоля, *гк* — главный корень, *го* — главная ось, *гп* — главный побег, *бв* — боковая ветвь, *гэ* — гипокотильная эпиблема, *зл* — зачаточные листья, *мо* — многолетнее основание, *бк* — боковой корень, *ос* — основание семядоли, *пп* — пазушная почка, *св* — скелетная ветвь, *ск* — семенная кожура, *сп* — спящая почка, *чл* — чешуевидный лист, *згп* — зачаточный главный побег, *кнк* — конус нарастания корня, *ого* — отмершая главная ось.

вторичным строением в начале фазы, а гипокотильного — в конце ее. Всход формируется в течение определенного периода, длительность которого зависит от генетических свойств вида и внешних условий (Schröder, 1869—1870; Pittauer, 1912; Boerker, 1916, и др.). Длительность фазы — от одной до четырех недель.

Однолетний сеянец характеризуется ветвлением главного корня, ростом верхушечной почки и формированием главного побега (рис. 2, *Г*). Важным фактором, определяющим рост и морфологическую структуру главного побега, следует считать сомкнутость полога взрослых деревьев. Излишняя сомкнутость вызывает раннее прекращение роста главного побега и образование розетковидной структуры (сеянцы, возникшие из гипокотильных всходов). С другой стороны, существуют сеянцы, на развитие

главного побега которых отмеченный фактор не оказывает столь заметного влияния (сеянцы, возникшие из эпикотильных всходов). Корневая система сеянца находится в более благоприятных условиях, так как почва отличается выровненностью экологических факторов, а корневые системы взрослых деревьев еще не оказывают на них отрицательного воздействия.

Анатомические элементы, образованные камбием сеянца, отличаются от таковых взрослого растения. Например, сеянцам хвойных свойственно формирование так называемого предшествующего луба, который заменяется позднее более прогрессивными элементами — взрослыми ситовидными трубками, лишенными клеток-спутниц. Существование предшествующего луба, примитивные элементы которого с трудом отличаются от обычных прозенхимных клеток, свидетельствует об очень большой древности голосемянных (Chauveaud, 1902). Вторичную ксилему составляют трахеиды, имеющие меньшие размеры в длину в радиальном и тангентальном направлениях. Клеточные оболочки ксилемы подвергаются лигнификации в меньшей степени, в древесине меньше смоляных ходов (Белостоков, 1965).

Многолетный сеянец может иметь корневую систему с лидерной осью и без нее. Первый тип корневой системы — стержневой — характеризуется наличием главного корня, вегетативная мощность которого преобладает над боковыми корнями; второй тип корневой системы — кистевой — возникает в случае отмирания какой-либо части корня, что вызывает усиление роста боковых корней, вегетативная мощность которых возрастает. Главная ось сеянца образована несколькими годичными побегами, она нарастает моноподиально (сосна, береза, клен, дуб и др.) или симподиально (вяз, липа). Многолетние сеянцы отличаются повышенной теневыносливостью, изменением листорасположения с супротивного на очередное (вяз гладкий) или с супротивного накрест лежащего на супротивное одностороннее (клен остролистный), приобретением листьями развитой морфологической структуры. Гистологические элементы вторичной флоэмы и особенно вторичной ксилемы все еще отличаются незрелостью (рис. 2, *Д*). Фаза многолетнего сеянца длится от 2 до 10 лет и более.

Древовидный подрост возникает из многолетнего сеянца, когда начинается ветвление его главной оси. У древовидного подроста функционирует главная ось, которая морфологически развита значительно сильнее боковых ветвей. Поступательный рост главной оси (моноподиальный или симподиальный) продолжается 10—12 лет в зависимости от наследственных свойств древесных растений и фитоценотических условий. Размеры ветвей второго порядка изменяются по типу одновершинной кривой. Наиболее развитые из них располагаются выше середины главной оси, и длина их не превышает $^1/_3$ ее длины. Ветви второго порядка образуются из наиболее развитых ростовых почек годичных побегов главной оси (рис. 2, *Е*).

По своему происхождению главная ось может быть первичной, возникшей из зародышевой почки, или вторичной, развившейся из спящей почки или одной из нижних ветвей, после отмирания функционирующей главной оси. Отличительной чертой древовидного подроста является также отсутствие кущения. Фаза древовидного подроста продолжается от 5 до 15 лет.

Кустовидный одноосный подрост бывает с лидерной главной осью и без нее. В морфологическом отношении кустовидный одноосный подрост представляет собой систему простого куста с сильно развитыми боковыми ветвями. Термин «кустовидный одноосный подрост» равнозначен термину «первичный куст», который впервые употребил Серебряков (1962). Эта форма подроста имеет отдаленное сходство с кустарником, являясь переходным звеном в цепи развития многоосного кустовидного подроста. От древовидного подроста кустовидный одноосный подрост отличается следующими структурными признаками: большей или меньшей редукцией главной оси; разрастанием ветвей второго порядка так, что некоторые из них находятся на одном уровне с главной осью; зона кущения простирается по всей главной оси, но максимум ее находится ближе к основанию этой оси (рис. 2, *Ж*). Фаза длится от 8 до 15 лет.

Кустовидный двухосный подрост формируется из древовидного или кустовидного одноосного подроста. Отмечены два направления его развития: 1) при функционирующей главной оси, 2) после ее отмирания (Белостоков, 1978). В том и другом случаях скелетные осевые ветви образуются из спящих почек, находящихся в основании существующей или отмершей главной оси (рис. 2, *З*). Фаза кустовидного двухосного подроста длится от 8 до 20 лет.

Кустовидный многоосный подрост без лидерной оси развивается из кустовидного одноосного или двухосного подроста. Главная ось одноосного подроста отмирает; сильные ветви второго порядка становятся скелетообразующими органами растения; многолетнее основание подроста представляет собой приствольный базис, или зону восстановительного побегообразования; начинаются укоренение скелетных ветвей и образование придаточных корней (рис. 2, *И*). Продолжительность фазы — от 15 до 50 и более лет.

Кустовидный подрост, состоящий из нескольких парциальных кустов, формируется из кустовидного многоосного подроста, у которого возникают отводки и корневищеподобные ветви. В морфологическом отношении он представляет собой систему сложного куста, ему свойственны различные структуры парциальных кустов и их расположение около материнского куста. По отношению к материнскому парциальные кусты могут располагаться ярусно (Белостоков, 1976), кольцеобразно (рис. 3), лучисто (Белостоков, 1974). Продолжительность этой фазы — от 15 до 50 и более лет.

Наши наблюдения подтверждают имеющиеся в литературе сведения о том, что у древесных и кустарниковых растений, находящихся в неблагоприятных условиях роста, происходит редукция камбиальной активности (Sinnot, Bailey, 1922; Тахтаджян, 1948, 1954; Колищук, 1968, и др.); сокращается зона отложения прироста древесины от верхушки к основанию ветвей (Раздорский, 1949; Серебряков, 1962; Колищук, 1968, и др.); усиливается паренхиматизация ксилемной части стебля; сокращается длительность жизненного цикла надземных осей (Сенянинова-Корчагина, 1949; Яценко-Хмелевский, 1958; Серебряков, 1962; и др.).

Жердняк развивается из древовидного или кустовидного подроста. Древовидный подрост при благоприятно сложившихся фитоценотических условиях, минуя фазу кустовидного подроста, переходит в следующую возрастную фазу — жердняка. Развитие кустовидного подроста с определенного момента может пойти двумя путями. Если условия произрастания остаются прежними, у кустовидного подроста происходит быстрое накопление признаков, характеризующих одряхление. Высота растений и порядок ветвления уменьшаются, ветви стелются по земле (розеткообразный габитус), сокращается листовая поверхность, спящие почки в большинстве гибнут, крона и многолетнее основание подроста разрушаются, растения отмирают. В случае улучшения условий у кустовидного подроста образуется лидерная ветвь, отличающаяся от остальных доминирующим ростом. Она превращается в главную ось жердняка, а слабые ветви отмирают.

Рост главной оси у жердняка изученных древесных растений продолжается различное время. По мере уменьшения-продолжительности роста главной оси древесные растения можно расположить в следующий ряд: ель обыкновенная, сосна обыкновенная, ясень обыкновенный, осина обыкновенная, липа мелколистная, дуб черешчатый, вяз гладкий, клен остролистный, береза повислая, рябина обыкновенная.

Интенсивный рост главной оси жердняка является одной из причин слабого роста боковых ветвей, их небольшого числа и невысокого порядка. Ветви второго порядка в несколько раз (нередко в 10) меньше главной оси. Преобладающий рост главной оси продолжается до тех пор, пока она не достигнет верхнего яруса взрослых деревьев. После этого скорости ее роста и ветвей второго порядка становятся одинаковыми. Именно в этот период

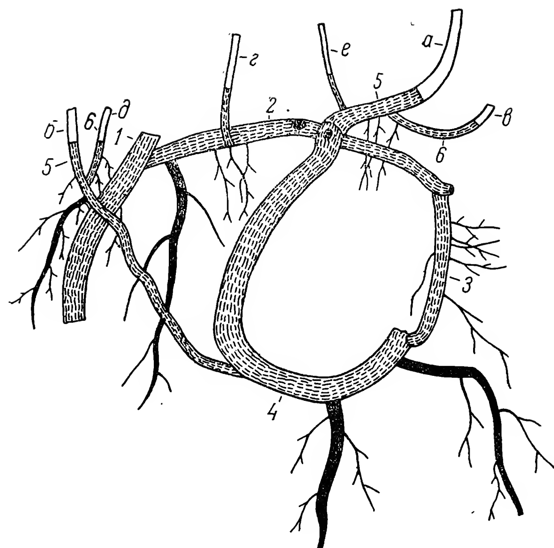


Рис. 3. Имматурный период древесных растений. Многоосный подрост *Tilia cordata*, образованный несколькими парциальными кустами.

1—6 — участки (подиумы) отводков, образующие корневищеподобную ветвь; *а—е* — основания парциальных кустов.

начинается формирование кронообразующих ветвей (рис. 4). Продолжительность фазы от 10 до 60 и более лет.

Принимая во внимание продолжительность и последовательность возрастных фаз в морфогенезе подроста древесных растений, произрастающих в сходных фитоценотических условиях, можно отметить, что их развитие протекает в двух направлениях: 1) зародыш, проросток, всход, сеянец, древовидный подрост, кустовидный подрост, жердняк (сосна, береза, вяз, клен, липа, дуб); 2) зародыш, проросток, всход, древовидный подрост, жердняк (ели, ясень, осина, рябина). Первое направление характерно для подроста большинства древесных растений основных и сопутствующих лесообразующих пород, произрастающих в неблагоприятных фитоценотических условиях средней полосы европейской части СССР, второе — отличается отсутствием только фазы кустовидного подроста, что объясняется онтогенетическими особенностями развития этих растений. Следовательно, кустовидный подрост развивается только при чрезмерной сомкнутости древостоя. В разреженном древостое он не образуется у большинства древесных растений.

Продолжительность возрастных фаз в морфогенезе подроста древесных растений неодинакова. Наименьшей продолжительностью они отличаются в предъювенильный (проросток, всход) и ювенильный (однолетний, многолетний сеянцы) периоды развития. В это время их формообразование совершается под воздействием внутренних и внешних факторов, определяющих перестройку их морфологической и анатомической структур.

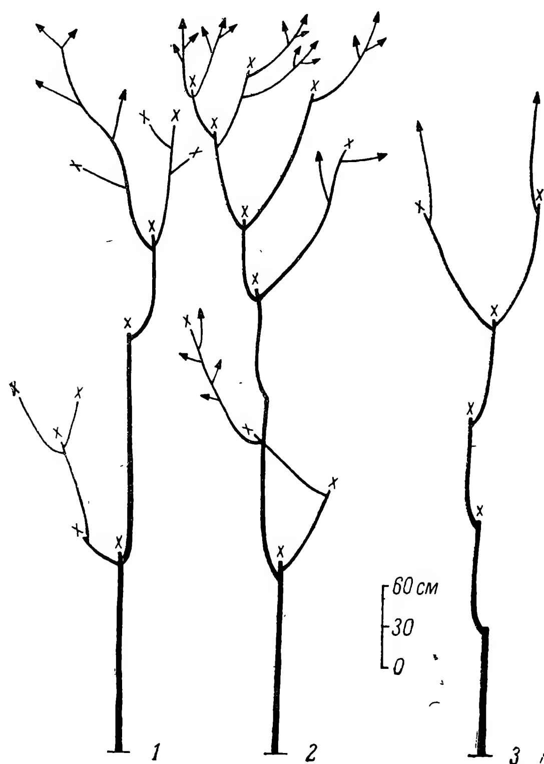


Рис. 4. Виргинильный период древесных растений.

Жердняк: *1—2* — *Quercus robur*; *3* — *Ulmus laevis*. *Крестик* — отмершие органы растений.

Наиболее продолжительными являются фазы кустовидного многоосного подроста и жердняка. Кустовидный подрост — яркий пример структурной адаптации молодых древесных растений к неблагоприятным факторам, поэтому длительность этой фазы определяется как продолжительностью действия факторов, тормозящих их развитие, так и онтогенетическими особенностями древесных растений. Фаза кустовидного подроста минимальна у пород, отличающихся быстрым ростом (сосна, береза, клен), и максимальна — иногда несколько десятков лет — у пород, медленно растущих в начальный период развития (вяз, липа, дуб).

В морфогенезе кустовидного подроста сосны, березы, вяза, клена, липы и дуба выделяются два направления: 1) постепенное отмирание, укорачивание главной оси (стволика) древовидного подроста, усиление структурного и функционального значения скелетных осей второго порядка, образование многолетнего основания, возникновение корневищеподобных ветвей (геофилия); 2) в результате базитонного ветвления главной оси древовидный подрост сразу дает начало двухосному кустовидному подросту, а он — многоосному, у которого главная ось теряет свое доминирующее значение.

Выделенные возрастные фазы кустовидного подроста не всегда наблюдаются в отмеченной последовательности у всех особей отдельных видов древесных растений. Нередко происходит их смещение в результате выпадения возрастных фаз и морфологической реверсии габитуса. Выпадение возрастных фаз проявляется в том, что подрост, минуя последующую фазу, сразу переходит к той, которая следует за выпавшей фазой, т. е. происходит так называемая морфологическая акселерация. Например, после фазы древовидного подроста может наступить фаза двухосного и даже многоосного подроста. Морфологическая реверсия габитуса состоит в возвращении габитуса последующей фазы к габитусу предыдушей возрастной фазы, например многоосный подрост под влиянием неблагоприятных условий вновь переходит в двухосную или древовидную форму, жизненность которых понижается.

Морфологически структура кустовидного подроста древесных растений сходна с настоящими кустарниками. Но между ними имеется коренное различие, заключающееся в том, что кустовидный подрост возникает как приспособление древесных растений к неблагоприятным внешним условиям, тогда как формирование настоящих кустарников подчинено внутренним факторам.

При формировании кустовидного подроста систематическое положение растения проявляется более или менее заметно только между таксонами крупного ранга. Это обстоятельство показывает, что в сходных условиях существования могут развиваться одинаковые габитуальные особенности у растений, имеющих различную наследственную основу.

Продолжительность жизни кустовидного подроста определяется наследственными особенностями и экологическими факторами, среди которых фитоценотическим условиям принадлежит главное значение. Более жизнеспособные растения возобновляются различными способами (спящими почками, отводками и корневищеподобными ветвями); эта особенность усиливает способность к перенесению неблагоприятных фитоценотических условий. Наименее жизнеспособным оказался подрост хвойных, наиболее жизнеспособным — лиственных древесных растений, а среди них — дуба и липы.

Кустовидный подрост по существу остается древесным растением. Это видно прежде всего из того, что: 1) главная ось, претерпев ряд видоизменений (стволик, штамб, многолетнее основание), сохраняется в редуцированном состоянии в течение всего периода подроста; 2) кущение осуществляется только надземно (аэроксильно); 3) при улучшении условий существования одна из скелетных ветвей становится лидерной; 4) смена скелетных ветвей происходит нерегулярно.

Таким образом, морфогенез кустовидного подроста, его морфологическое строение, состав органов в отдельные фазы развития, характер взаимодействия с внешними условиями, способность к восстановлению утерянных органов представляет собой приспособления, возникшие в ходе исторического развития древесных растений в связи с конкретными условиями внешней среды.

ЛИТЕРАТУРА

А с о с к о в А. И. (1931). Порослевая способность наших древесных пород. В кн.: Исследования по лесоводству. М. — Б е б и я С. М. (1972). Выживаемость подроста пихты кавказской в окнах группово-выборочных рубок. Лесоведение, 2. — Б е л о с т о к о в Г. П. (1962). О строении семян некоторых древесных пород. Бот. ж., 47, 11. — Б е л о с т о к о в Г. П. (1963). Анатомическое строение проростков хвойных древесных растений. ДАН СССР, 148, 3. — Б е л о с т о к о в Г. П. (1964а). Формирование и строение проводящей системы проростков дуба черешчатого (*Quercus robur* L.). ДАН СССР, 157, 5. — Б е л о с т о к о в Г. П. (1964б). Строение проводящей системы у проростков ореха маньчжурского. Бюл. ГБС, 55. — Б е л о с т о к о в Г. П. (1965). Анатомическое строение сеянцев некоторых хвойных древесных растений. Изв. АН СССР, сер. биол., 1. — Б е л о с т о к о в Г. П. (1966). Строение проводящей системы проростков лиственных древесных растений с надземным прорастанием. Бот. ж., 51, 5. — Б е л о с т о к о в Г. П. (1967). Проводящая система у проростков хвойных растений. Бюл. ГБС, 64. — Б е л о с т о к о в Г. П. (1968). О строении проводящей системы проростков древесных растений. Науч. докл. высш. школы, сер. Биол. науки, 8. — Б е л о с т о к о в Г. П. (1974). Морфологическая структура кустовидного подроста *Quercus pedunculata* Ehrh. Бот. ж., 59, 4. — Б е л о с т о к о в Г. П. (1976). Морфогенез кустовидного подроста клена остролистного (*Acer platanoides* L.). Науч. докл. высш. школы, сер. Биол. науки, 3. — Б е л о с т о к о в Г. П. (1978). Морфогенез кустовидного подроста березы повислой (*Betula pendula* Roth). Лесоведение, 4. — Б о г д а н о в с к а я - Г и е н э ф И. Д. (1926). К вопросу о семенном возобновлении в луговых сообществах. Зап. Лен. с.-х. инст., 3, 1. — В а с и л ь ч е н к о И. Т. (1936). О значении морфологии прорастания семян для систематики растений и истории их происхождения. Тр. Бот. инст. СССР, сер. 3, 3. — В а с и л ь ч е н к о И. Т. (1937). О филогенетическом значении морфологии прорастания у крестоцветных трибы *Brassicaea* Hayek. Сов. бот., 3. — Г а п о н е н к о Б. К. (1958). Особенности эмбриологического развития у плодовых растений. Канд. дис., Киев. — Г е р а с и м о в а - Н а в а ш и н а Е. Н. (1951). Пыльцевое зерно, гаметы и половой процесс у покрытосеменных. Тр. Бот. инст. АН СССР. Морфология и анатомия растений, 11. — Г р у ш в и ц к и й И. В. (1961). Роль недоразвития зародыша в эволюции цветковых растений. Комаровские чтения, 11. М.; Л. — Г р у ш в и ц к и й И. В. (1963). Подземное прорастание и функция семядолей. Бот. ж., 48, 6. — Г у л и с а ш в и л и В. З. (1956). Горное лесоводство. М.; Л. — Д а н и л о в М. Д. (1949). Классификация деревьев в древостоях на основе теории стадийного развития. Лес. хоз., 3. — Д а н и л о в М. Д. (1950). Возрастные изменения древесных и кустарниковых пород. Докт. дис., Йошкар-Ола. — Д а н и л о в а М. Ф. (1963). О принципах строения проводящего аппарата проростков двудольных. Бот. ж., 48, 9. — Е ф е й к и н А. К. (1956). Онтогенез и меристема у покрытосеменных растений. Докт. дис., Л. — З а п р я г а е в а В. И. (1951). Корневая система туркестанского клена. Сообщ. Тадж. фил. АН СССР, 31. — З а у г о л ь н о в а Л. Б. (1968). Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.). В кн.: Вопросы морфогенеза цветковых растений и строение их популяций. М. — З а у г о л ь н о в а Л. Б. (1974). Ясень обыкновенный. В кн.: Биологическая флора Московской области, 1. М. — З е д и н г Г. (1955). Ростовые вещества растений. М. — З е п а л о в С. М. (1946). Фазы роста сеянцев как основа их агротехники. Научн. отчет Всесоюзн. н.-и. инст. агролесомел. за 1941—1942 гг. М. — З л о б и н Ю. А. (1970). Оценка качества подроста древесных растений. Лесоведение, 3. — И в а н о в а Н. Е. (1953). Рост дубовых молодняков на темно-серых лесных суглинистых почвах нагорных дубрав лесостепи. М.; Л. — К а р п о в В. Г. (1956). О некоторых физиологических особенностях сеянцев дуба в условиях корневой конкуренции. Бот. ж., 41, 9. — К а р п о в В. Г. (1960). Основные итоги экспериментальных исследований взаимоотношений между растениями в лесах средней тайги. Бот. ж., 45, 2. — К а р п о в В. Г. (1969). Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л. — К о л и щ у к В. Г. (1968). О морфологической эволюции от деревьев к травам в ряду стелющихся форм растений. Бот. ж., 53, 8. — К о н д р а т ь е в а - М е л ь в и л ь Е. А. (1961). Закономерности развития структуры проростка и ювенильного растения желтой акации. Бот. ж., 46, 11. — К о н д р а т ь е в а - М е л ь в и л ь Е. А. (1969). Закономерности развития структуры проростков травянистых двудольных. Тр. Лен. общ. естествоисп., 71, 3. — К р а в ч и н с к и й Д. (1905). По вопросу хозяйства в еловых и лиственных лесах северной и средней России. Лесн. ж., 3. — К р е н к е Н. П. (1940). Теория циклического старения и омоложения. М. — К у п е р м а н Ф. М., Р ж а н о в а Е. И. (1963). Биология развития растений. М. — Л е о п о л ь д А. (1968). Рост и развитие растений. М. — М а г е ш в а р и П. (1954). Эмбриология покрытосеменных. М. — М и ч у р и н И. В. (1948). Сочинения,

т. 1. М. — Модилевский Я. С. (1951). Быстрый метод дифференцированного окрашивания цитоэмбриологических объектов. Бот. ж., 36, 1. — Модилевский Я. С. (1953). Эмбриология покрытосеменных растений. Киев. — Наумов Н. А., Козлов В. Е. (1954). Основы ботанической микротехники. М. — Никитин И. Н. (1949). Методы ускорения роста дуба (*Quercus robur* L.) в первые годы его жизни. Тр. Лесотех. акад. им. Кирова, 66. — Поддубная-Арнольди В. А. (1944). Эмбриология покрытосеменных растений и ее значение для систематики, селекции, генетики. Докт. дис., М. — Поддубная-Арнольди В. А. (1964). Эмбриология покрытосеменных растений. М. — Работнов Т. А. (1950). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, Геобот., 6. — Раздорский В. Ф. (1949). Анатомия растений. М. — Санников С. Н. (1963). Биоэкологические этапы индивидуального роста и развития сеянцев самосева сосны. Тр. Инст. биолог. АН СССР, Уральский филиал, Экология и физиология древесных растений, 35. — Сенянинова-Корчагина М. В. (1949). К вопросу о классификации жизненных форм. Уч. зап. ЛГУ, 5, 104. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. М. — Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. М. — Слепян Л. И. (1968). Морфология прорастания *Panax ginseng* Mey. и строение его зародыша и проростка. Раст. ресурсы, 4, 2. — Соловьев К. П. (1954). О некоторых взаимоотношениях сосны и дуба в лесостепных районах европейской части СССР (Воронежский заповедник). Бюл. МОИП, отд. биол., 59, 5. — Тальман П. Н. (1952). Самоизреживание, стадийность и фазы развития древостоев. М.; Л. — Тахтаджян А. Л. (1948). Морфологическая эволюция покрытосеменных. М. — Тахтаджян А. Л. (1954). Вопросы эволюционной морфологии растений. Л. — Уранов А. А. (1960). Жизненное состояние вида в растительном сообществе. Бюл. МОИП, отд. биол., 65, 3. — Фишер А. М. (1939). Естественное возобновление кедра корейского. В кн.: Материалы по растительности и почвам Дальнего Востока, 1. Владивосток. — Цингер Н. В. (1958). Семя, его развитие и физиологические свойства. М. — Чайлахян М. Х. (1958). Основные закономерности онтогенеза высших растений. М. — Чистякова А. А. (1979). Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. Бюл. МОИП, отд. биол., 84, 1. — Шитт П. Г. (1952). Биологические основы агротехники плодоводства. М. — Шитт П. Г. (1958). Учение о росте и развитии плодовых и ягодных растений. М. — Шитт П. Г., Метлицкий З. А. (1940). Плодоводство. М. — Юницкий А. А. (1927). О возобновлении дуба торчками. Лесоведение и лесоводство, 4. — Яковлев М. С. (1951). О некоторых характерных чертах морфогенеза у высших растений. Тр. Бот. инст. АН СССР. Морфология и анатомия раст., 1. — Яковлев М. С., Жукова Г. Я. (1973). Покрытосеменные растения с зеленым и бесцветным зародышем. Л. — Якшина А. М. (1965). Состояние подроста дуба под пологом леса в связи с балансом органического вещества. Бот. ж., 50, 6. — Яхонтов И. А. (1909). Развитие соснового подроста под пологом старых насаждений. Тр. по лесн. опыт. делу, 20. — Яценко-Хмелевский А. А. (1958). Происхождение покрытосеменных по данным внутренней морфологии их вегетативных органов. Бот. ж., 43, 3. — Amman T. (1954). Die Bäume und Sträucher des Waldes. München. — Boerker R. H. (1916). Ecological investigations upon the germination and early growth. Univ. Stud., 16, 1—2. — Chauveaud G. (1902). De l'existence d'éléments précurseurs des tubes cribles chez les Gymnospermes. C. R. Acad. Sci. Paris, 134, 26. — Chauveaud G. (1911). L'appareil cunducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son évolution. Ann. Sci. Nat. Bot., 9, 13. — Czaja A. T. (1935). Polarität und wuchsstoffe. Deutsch. Bot. Ges., 53, 2. — Errera L. (1904). Conflits de présence et excitation inhibitoires chez les végétaux. Bul. Soc. Roy. Bot. Belgique, 42, 27. — Frank A. B. (1872). Über die Lage und die Richtung schwimmender und submerser Pflanzenteil. Cohn's Beitr. z. Biol. Pflanzen, 1, 2. — Goebel K. (1908). Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Berlin—Leipzig. — Haberland G. (1877). Die Schutzeinrichtungen in der Entwicklung der Keimpflanzen. Wien. — Hanstein I. (1870). Die Entwicklung des Keims der Monocotyledonen und Dicotyledonen. Bohn. — Hempel G., Wilhelm K. (1889). Die Bäume und Sträucher des Waldes. Wien. — Hill T., Fraine E. (1912). On the influence of the structure of the adult plant upon seedling. New Phytolog., 2, 8. — Hill T., Fraine E. (1914). On the classification of Seed-Leaves. Ann. Bot., 28, 109. — Hofmeister W. (1851). Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfalung und Fruchtbildung böherer Kryptogamen und der Samenbildung der Coniferen. Leipzig. — Huber B. (1924). Die Beurteilung des Wasserhaushaltes der Pflanzen. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie. Jahrb. wiss. Bot., 64, 1. — Huber B. (1926). Ökologische Probleme der Baumkrone. Planta, 2, 4—5. — Hubermann M. A. (1940). Normal growth and development of southern pine seedlings in the nursery. Ecology, 23, 3. — Hufford G. (1939). Development and structure of watermelon seedling. Bot. Gaz., 100. — Hulden E. (1941). Studien über *Fraxinus excelsior* L. Acta Bot. Fenn., 28. — Kihlmann A. (1890). Die Pflanzen biologische Studien aus Russische. Lappland, Acta Soc. Fauna u. Flora Fennica, 6. — Mogk W. (1914). Untersuchungen der Korrelatinen von Knospen und Sprossen. Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen, 38, 1—4. — Müller N. I. (1877). Botanische Untersuchungen. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Baumkrone. Heidelburg. — Münch E. (1938). Untersuchungen über die Harmonie der Baumgestalt. Jahrb. f. Wiss. Bot., 86, 4. — Pes-

s i n L. I. (1934). Annual ring formation in *Pinus palustris* seedlings. Am. J. Bot., 21, 9. — P i t t a u e r E. (1912). Über den Einfluss verschiedener Belichtung und extremen Temperaturen auf den Verlauf der Keimung forstlichen Saatgutes. Centralblatt für das gesamt Forstwesen, April—May. — S c h n a r f K. (1929). Embryologie der Angiospermen, Handbuch der Pflanzenanatomie, 2, 2. — S c h n a r f K. (1933). Embryologie der Gymnospermen. Handbuch der Pflanzenanatomie, 2, 2. — S c h r ö d e r I. (1869—1870). Beitrag zur Kenntnis der Frühjahrsperiode des Ahorns (*Acer platanoides* L.). Pringsheims Jahrbücher, 7. — S i n n o t E. W., B a i l e y I. W. (1922). The significance of the «foliar ray» in the evolution of herbaceous angiosperms. Ann. Bot., 2. — S t e r c k x R. (1900). Recherches anatomiques sur l'embryon et les plantules dans la famille des Ranunculacees. Mem. Soc. Sci. de Liége, 3, 2. — T h o m a s E. N. (1907). A theory of double leaf-trace founded on seedling structure. New Phytolog., 6, 3—4. — T h o m a s E. N. (1914). Seedling anatomy of *Ranales*, *Rhoeadales* and *Rosales*. Ann. Bot., 28, 3. — V e l e n o v s k y I. (1905). Vergleichende Morphologie der Pflanzen, 1—4, Praga. — V ö c h t i n g H. (1878). Über Organbildungen im Pflanzenreich. Bonn. — W e n t F. W. (1932). Eine botanische Polaritätstheorie. Jahrb. Wiss. Bot., 76, 4—5. — W i e s n e r I. (1907). Der Lichtgenuss der Pflanzen. Leipzig. — Z i m m e r m a n n W. A. (1936). Untersuchungen über die räumliche und zeitliche Verteilung des Wuchsstoffes bei Bäumen. Ztschr. f. Bot., 30, 5—6.

Симферопольский государственный университет. Получено 18 IX 1978.

УДК 537.533.35 : 581.132 [581.44+581.45] 582.662

Е. В. Вознесенская

РАЗВИТИЕ ХЛОРОПЛАСТОВ В ХЛОРЕНХИМЕ *HALOXYLON PERSICUM* (*CHENOPODIACEAE*)

E. V. VOZNESENSKAYA. THE DEVELOPMENT OF THE CHLORENCHYMA CHLOROPLASTS OF *HALOXYLON PERSICUM (CHENOPODIACEAE)*

Исследовано развитие диморфных хлоропластов в клетках палисадного и обкладочного слоев хлоренхимы белого саксаула *Haloxylon persicum*. Показано, что почти безгранные хлоропласты в дифференцированных клетках обкладки на ранних стадиях своего развития имеют граны, которые затем редуцируются. В клетках палисады обнаружены раздвоенные хлоропласты, которые мы склонны интерпретировать как делящиеся.

Хорошо известно, что у многих растений, имеющих специализированную паренхимную обкладку вокруг проводящих пучков и корончатый тип строения листа, наблюдается диморфизм хлоропластов. Так, например, у злаков из подсемейства *Panicoidea* хлоропласты клеток обкладки имеют редуцированные, а хлоропласты мезофилла — нормально развитые граны. При этом в пределах подсемейства степень редукции гран в хлоропластах обкладки различна: у видов из трибы *Maydeae* наблюдаются мелкие граны, состоящие из 2—5 тилакоидов, а у представителей трибы *Andropogoneae* (например, сахарного тростника и некоторых видов *Sorghum*) — полное отсутствие гран (Laetsch, 1971). В последнем случае внутренняя структура хлоропластов представлена системой идущих почти параллельно друг другу одиночных тилакоидов.

Развитие диморфных хлоропластов было изучено из злаков у сахарного тростника (Laetsch, Price, 1969) и у кукурузы (Brangeon, 1973; Kirchanski, 1975). В этих работах показано, что на первых этапах развития в пластидах как мезофилла, так и обкладки формируются небольшие граны. Затем в хлоропластах мезофилла граны увеличиваются в размерах и числе, в то время как в хлоропластах обкладки они редуцируются.

Среди двудольных растений также известны виды с полностью или почти безгранными хлоропластами в клетках обкладки, например *Froelichia gracilis* (*Amaranthaceae*) и *Euphorbia maculata* (*Euphorbiaceae*) (Laetsch,

1971) и некоторые виды из семейства *Chenopodiaceae* (Olesen, 1974; Carolin et al., 1975; Вознесенская, 1976). Однако из двудольных растений развитие диморфных хлоропластов в онтогенезе ассимилирующих органов изучено только у *Gomphrena globosa* из *Amaranthaceae* (Appiano et al., 1979). В связи с этим мы решили провести исследование *Haloxylon persicum*, у которого также наблюдается довольно ярко выраженный диморфизм зрелых хлоропластов в двух слоях хлоренхимы.

Материал и методика

Haloxylon persicum Bunge — белый саксаул, типичный представитель древесно-кустарниковой растительности пустынь Средней Азии и Казахстана. Саксаул имеет членистые побеги, и в основании каждого членика находится зона интеркалярного роста. Мы исследовали формирование клеток хлоренхимы в этой зоне у молодых побегов саксаула и в молодых листьях на верхушке растущих побегов.

Сбор и фиксацию материала производили в песках Кашкакум на юге Таджикской ССР, а также на территории Репетекского песчано-пустынного заповедника. Небольшие кусочки материала фиксировались 3%-м раствором глутарового альдегида с постфиксацией в OsO_4. Фиксированный материал заливался в аралдит. Срезы получены на ультрамикротоме Reichert. Исследование готовых срезов проводилось на электронном микроскопе JEM-7A.

Результаты исследований и их обсуждение

Белый саксаул принадлежит к группе афильных растений, редуцированные листья у него представляют собой чешуйки 2—3 мм длиной. Функцию фотосинтеза, как уже неоднократно указывалось в литературе, выполняет сочная кора стеблей, содержащая под эпидермой два слоя хлоренхимы (Volkens, 1887; Радкевич, Василевская, 1933, и др.). Один из этих слоев, наружный, представлен удлиненными, радиально расположенными клетками палисадной паренхимы, а второй — округлыми или кубическими клетками. Последние клетки находятся в непосредственном контакте с мелкими периферическими проводящими пучками. По структуре и расположению они аналогичны клеткам обкладки проводящих пучков растений, имеющих типичное корончатое расположение хлоренхимы, поэтому за ними в литературе также укоренилось название «клетки обкладки», или «обкладочные клетки».

Молодые клетки палисадной паренхимы имеют плотную цитоплазму, вакуолярная система чаще всего представлена мелкими вакуолями. В средней части клетки располагается ядро с крупным ядрышком. Хлоропласты довольно мелкие, продолговато-округлые. Тилакоиды в них плотно упакованы в граны по 4—7 на каждую, а межгранные тилакоиды при этом практически не выражены (рис. 1, *А* — см. вклейку). В пластидах отчетливо виден периферический ретикулум. Митохондрии мелкие, округлые, реже продолговатые, содержат небольшие кристы в довольно плотном матриксе.

На более поздней стадии развития хлоренхимы в клетках палисадной паренхимы развивается центральная вакуоль, а органеллы распределяются в постенном слое цитоплазмы. Хлоропласты приобретают более удлиненную форму, и тилакоидная система в них тоже как бы растягивается. Тилакоиды по-прежнему объединены в небольшие граны, но теперь уже связанные между собой межгранными тилакоидами. На этой и еще более поздних стадиях развития хлоренхимы, когда в клетках палисадной паренхимы еще отмечаются деления клеток, в них встречаются хлоропласты, как бы раздвоенные с одного конца по продольной оси (рис. 1, *Б*). На некоторых микрофотографиях отчетливо видны скопления

мембран между такими половинками раздвоенного хлоропласта. Зрелые хлоропласты палисады имеют хорошо развитую систему гран и межгранных тилакоидов (рис. 1, *В*).

Клетки обкладки на ранней стадии дифференциации содержат одну или несколько мелких вакуолей. Часть клетки, прилегающую к палисаде, занимает крупное ядро округлой или несколько лопастной формы с хорошо выраженным ядрышком. Мелкие округлые хлоропласты располагаются в базальной (примыкающей к водозапасающей паренхиме) части клеток, причем число их незначительно (4—8 хлоропластов на срез клетки). Тилакоиды собраны в граны — по 3—8 в стопке, межгранных тилакоидов немного (рис. 2, *А* — см. вклейку). В некоторых пластидах отчетливо виден периферический ретикулум. Митохондрии мелкие и по своей структуре ничем не отличаются от митохондрий клеток палисады. Иногда встречаются одиночные микротела. Позднее в пластидах клеток обкладки крупные граны исчезают, и в результате тилакоидная система в них редуцируется до одиночных или сдвоенных тилакоидов с изредка встречающимися гранами из 3—4 тилакоидов (рис. 2, *Б*).

Картины, отчетливо свидетельствующие о делении хлоропластов в клетках обкладки, мы не наблюдали, хотя число их увеличивается от 4—8 на срез в молодых клетках до 20 в зрелых. Поскольку известно, что деление пластид происходит только на определенных стадиях клеточной дифференциации, дальнейшие исследования, по-видимому, позволят его выявить.

Вопросу увеличения числа хлоропластов в литературе уделяется много внимания. Установлено, что деление хлоропластов коррелирует с делением клеток мезофилла и увеличением клеточного объема (Honda et al., 1971; Kameya, 1972; Гамалей, 1975; Гамалей, Куликов, 1978; Мокроносов, Некрасова, 1977, и др.). Было также показано, что делиться могут не только пропластиды, но и молодые хлоропласты с хорошо сформированной тилакоидной системой (Possingham, Saurer, 1969; Cran, Possingham, 1972a). Обычно деление хлоропластов происходит, как предполагается, путем формирования поперечной перетяжки, разделяющей пластиду на две равные части (Vesk et al., 1965; Possingham, Saurer, 1969; Cran, Possingham, 1972b). Иногда наблюдается также образование перетяжки, отделяющей лишь небольшую часть хлоропласта, но роль этого процесса не ясна (Vesk et al., 1965; Cran, Possingham, 1972b). Кроме того, некоторыми авторами наблюдалось образование в хлоропластах центральной перегородки, которая трактуется как впячивание наружной мембраны оболочки хлоропласта; предполагается, что вдоль этой перегородки может происходить расщепление хлоропласта с образованием двух самостоятельных пластид (Cran, Possingham, 1972b, и др.).

Картина, которая наблюдалась нами в клетках палисады саксаула, отличается от описанных способов деления пластид в листе. Полученные нами микрофотографии можно было бы трактовать как расщепление пластиды по продольной оси, однако это противоречит интерпретации подобных картин другими исследователями. Так, K. Esau (1972) описала сходные хлоропласты для мезофилла *Mimosa pudica* и предположила, что раздвоенные хлоропласты представляют собой не делящиеся пластиды, а, наоборот, сливающиеся. В качестве критерия для различения этих двух процессов Esau принимает расположение тилакоидной системы в пластидах: если они располагаются строго в одной плоскости и переходят одна в другую, то это делящийся хлоропласт, если же тилакоидные системы лежат в разных плоскостях и можно наметить границы двух или нескольких пластид в одной оболочке, то, скорее всего, это сливающиеся пластиды. Однако K. Esau при этом отмечает, что некоторые авторы также наблюдали сдвоенные пластиды, но относили их к делящимся органеллам. Таким образом, на данном этапе исследований мезофилла невозможно с уверенностью сказать, какой процесс имеет место в хлоропласте, изображенном на рис. 1, *Б*, — деление или слияние.

Исследования формирования диморфных хлоропластов в клетках палисады и обкладки белого саксаула показывают, что на первоначальных этапах развития хлоропласты как палисады, так и обкладки имеют граны, которые в процессе развития пластид обкладки редуцируются. Наши данные совпадают с результатами исследования развития безгранных хлоропластов обкладки у изученных ранее видов (Laetsch, Price, 1969; Brangeon, 1973; Kirchanski, 1975; Appiano et al., 1979).

ЛИТЕРАТУРА

Вознесенская Е. В. (1976). Ультраструктура ассимилирующих органов некоторых видов сем. *Chenopodiaceae*. 1. Бот. ж., 61, 3. — Гамалей Ю. В. (1975). Продолжительность жизни хлоропластов в клетках мезофилла листопадных и вечнозеленых растений. Цитология, 17, 11. — Гамалей Ю. В., Куликов Г. В. (1978). Развитие хлоренхимы листа. Л., Наука. — Мокроносов А. Т., Некрасова Г. Ф. (1977). Онтогенетический аспект фотосинтеза (на примере листа картофеля). Физиол. раст., 24, 3. — Радкевич О. Н., Василевская В. К. (1933). Анатомическое строение побегов первого года у древесных форм песчаной пустыни Кара-Кумы. Тр. прикл. бот., ген. и сел., 1, 1. — Appiano A., D'Agostino G., Pennazio S. (1979). Development of dimorphic chloroplasts in a C_4 dicotyledon, *Gomphrena globosa* L., in relation to plastochron age. J. Submicrosc. Cytol., 11, 4. — Brangeon J. (1973). Compared ontogeny of the two types of chloroplasts of *Zea mays*. J. Microscopie, 16, 2. — Carolin R. C., Jacobs S. W. L., Vesk M. (1975). Leaf structure in *Chenopodiaceae*. Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch. Pflanzengeogr., 92, 2. — Cran D. G., Possingham J. V. (1972a). Variation of plastid types in spinach. Protoplasma, 74, 3. — Cran D. G., Possingham J. V. (1972b). Two forms of division profile in spinach chloroplasts. Nature, New Biol., 235, 57. — Esau K. (1972). Apparent temporary chloroplast fusions in leaf cells of *Mimosa pudica*. Zs. Pflanzenphysiol., 67, 3. — Honda S. I., Hongladarom-Honda T., Kwanyuen P., Wildman S. G. (1971). Interpretation on chloroplast reproduction derived from correlations between cells and chloroplasts. Planta, 97, 1. — Kameya Toshiaki. (1972). Cell elongation and division of chloroplasts. J. Exper. Bot., 23, 74. — Kirchanski S. J. (1975). The ultrastructural development of the dimorphic plastids of *Zea mays* L. Amer. J. Bot., 62, 7. — Laetsch W. M. (1971). Chloroplast structural relationships in leaves of C_4 plants. In: Photosynthesis and photorespiration. Ed. by M. D. Hatch et al. — Laetsch W. M., Price I. (1969). Development of the dimorphic chloroplasts of sugar cane. Amer. J. Bot., 56, 1. — Olesen P. (1974). Leaf anatomy and ultrastructure of chloroplasts in *Salsola kali* L. as related to the C_4-pathway of photosynthesis. Bot. Notiser, 127, 3. — Possingham J. V., Saurer W. (1969). Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach. Planta, 86, 2. — Vesk M., Mercer F. V., Possingham J. V. (1965). Observation on the origin of chloroplasts and mitochondria in the leaf cells of higher plants. Aust. J. Bot., 13, 2. — Volkens G. (1887). Die Flora der aegyptisch-arabischen Wueste auf Grundlage anatomisch-physiologischer Forschungen. Berlin.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 II 1980.

УДК 582.475

Е. Г. Минина, И. Н. Третьякова

ОБ АНОМАЛИЯХ ЖЕНСКИХ ШИШЕК ПИХТЫ СИБИРСКОЙ

E. G. MININA, I. N. TRETYAKOWA. ON THE ABNORMALITIES OF FEMALE CONES IN *ABIES SIBIRICA*

Установлена пролификация женских шишек, выражающаяся в метаморфозе многих кроющих чешуй в иглы хвои, изменении и увеличении числа морфологических структур семенных чешуй. Половой аппарат, деформируясь, превращался в многочисленные соматические образования, составляющие своеобразную махровость чешуй. Изложенные факты рассматриваются как проявление способности женских шишек к многовариантности развития, контролируемой генетическим механизмом при участии фитогормонов.

Явления аномального развития репродуктивных органов растений в последние годы все чаще и подробнее освещаются на страницах научной печати. Они рассматриваются в большинстве случаев в аспекте морфологической изменчивости в филогенезе.

Особый интерес представляют крайние варианты изменчивости, которым придают значение при решении вопросов видообразования (Федоров, 1958а). Многочисленные данные об аномальном развитии репродуктивных органов растений дают возможность определить характер развития (прогрессивный или регрессивный). Аномалии половых структур, приводящие, например, к возникновению обоеполости у однополых растений, рассматриваются как показатель реверсии, возврата к предковому состоянию растений, так как обоеполость считается признаком примитивности (Кречетович, 1952; Тахтаджян, 1966, 1970; Некрасов, 1973; Gegov, 1973).

Однако, по мнению А. Л. Тахтаджяна, появление атавистических признаков не всегда нужно рассматривать как реверсию в полном значении этого слова. Они нередко несут некоторые черты прогрессивности. Задачи тератологии, кроме решения проблем эволюции, состоят в выяснении каузальных вопросов онтогенеза. По мнению А. Л. Тахтаджяна (1954), нужно различать типы аномалий, основываясь при этом на следующем: относятся ли они к атавизмам, или имеют признаки гомологичной структуры того же организма или вида, или являются результатом нарушения нормального морфогенеза?

Такой взгляд разделяется и другими исследователями (Федоров, 1958б, и др.), принимающими постулированное В. Л. Рыжковым (1941) значение механики развития при образовании терат. Большое значение имеет установление классификации аномалий, что предпринималось, например, при изучении типов уродства цветков, вызванного вирусом (Рыжков, 1941).

J. Heslop-Harrison (1952) разбирает причины, вызывающие аномалии. Он выделил три группы причин: 1) аномальный рост субпатологического характера; 2) аномальное развитие, связанное с гормональной системой; 3) аномальный органогенез, обусловленный генетическим механизмом и влиянием внешних факторов.

Возникновение терат наблюдалось у различных представителей растительного мира, начиная от реликтовых и кончая наиболее эволюционно подвинутыми (Федоров, 1948, 1958б; Малютина, 1973).

Аномалии наблюдались преимущественно у покрытосемянных растений, а среди хвойных — в основном у *Pinus* и очень редко — в роде *Abies* (Bouvarel, 1964). Видимо, причина этого заключается в крупных размерах деревьев и в связи с этим — в трудности наблюдения за женскими шишками.

Ввиду того, что мы ранее изучали механизм процессов сексуализации в связи с геотропизмом побегов у пихты сибирской (Минина и др., 1975), нам приходилось многократно обследовать верхушечную часть кроны, где находится верхний репродуктивный пояс дерева. Однажды нами были обнаружены признаки трансформации в строении женских шишек взрослой (80 лет) пихты сибирской, произрастающей в древостое Кемчугского лесничества Емельяновского лесхоза Красноярского края.

Внешне трансформация выражалась в изменении формы шишек, которая становилась или булавовидной с довольно мясистыми относительно крупными семенными чешуями, имеющими в ряде случаев иглоподобные заострения (рис. 1, *А*), или побеговидной с множеством хвоинок на верхушке, представляющей собой типичный образец израстания (рис. 1, *Б*). Аномальные шишки были несколько мельче, чем нормальные (4—5 и 8 см соответственно). Локализация их на побеге соответствовала правилу положения измененного органа (Рыжков, 1954), и они находились на том месте, где обычно образовывались нормальные шишки.

Последовательное препарирование с помощью бинокулярной лупы МБС-1 позволило предположить, что обе формы аномальных шишек представляют собой результат глубоких изменений, происшедших в ходе ростовых процессов при осуществлении морфогенеза. Об этом можно заключить на основании работ М. Ф. Даниловой (1961), указавшей на определенные зависимости между образованием аномалий и отклонением от нормы процессов клеточных делений в области верхушечной меристемы.

Согласно предложенной нами ранее классификации (Минина, Ларионова, 1976а), можно считать, что обнаруженные в данном случае аномалии женских шишек относятся к типу преобразований репродуктивных органов в вегетативные. К этому же типу принадлежит и явление пролификации, выражающееся обычно по-разному у различных растений.

В литературе имеются указания о наибольшей склонности к пролификации женских шишек у видов семейств *Pinaceae* и *Taxodiaceae*. У *Sciadopitys verticillata*, например, пролификация проявляется в заложении на оси шишки боковых почек вегетативного типа и образовании хвои вместо семенной чешуи. В небольшом числе (1—4) хвоинки были обнаружены в верхней части средней зоны шишки, где обычно располагаются фертильные семенные чешуи. Верхняя же и нижняя части шишек представлены всегда стерильными семенными чешуями (Lemoine-Sebastian, 1971).

В семействе сосновых, как известно, лиственница по склонности к израстанию шишек занимает первое место. При этом самый процесс израстания осуществляется совершенно иначе, чем описанный выше. Он происходит преимущественно путем активации роста верхушечной меристемы основной оси мегастробила. В результате как продолжение шишки появляется хорошо охвоенный, внешне нормально развитый побег, длина которого может колебаться в широких пределах — от 1 до 10 см и более. Только в отдельных случаях происходят метаморфозы кроющей и семенной чешуй в пределах самой шишки (Мейер, 1958).

У изученных нами женских шишек пихты сибирской пролификация имела также свои отличительные особенности. У шишки побеговидной израстание было выражено сильнее, а метаморфозы были менее разнообразными, чем у шишки булавовидной. Кроющие чешуи у аномальных шишек приобретали самые разнообразные контуры, но всегда с явно выраженной тенденцией к удлинению и превращению в настоящую зеленую хвоинку (рис. 2). Иногда у основания такой хвоинки находились зачатки семенной чешуи, как это описал в свое время K. Goebel (1932)у лиственницы японской. Интересно, что у последней в отдельных случаях замечены обратные переходы, т. е. превращение нормальных хвоинок в кроющие чешуи.

Пролификация у шишки булавовидной выражалась не только в удлинении кроющих чешуй, как у побеговидной шишки, но, кроме того, и в изменении формы, размеров и увеличении числа семенных чешуй. Препарирование таких шишек выявляло картину своеобразных, сразу бросающихся в глаза аномалий внутренних структур.

Но прежде чем описывать эти аномалии, напомним, что женская шишка пихты сибирской, как и всех хвойных, при нормальном развитии несет на своей оси два типа чешуй — семенные и кроющие, формы которых описываются следующим образом: «Семенные чешуи ширококлиновидные с закругленным и мелко зазубренным верхним краем, с бархатистой внешней стороной, при основании с короткой ножкой; кроющие достигают только $^1/_2$—$^1/_3$ длины семенных и снаружи не видны» («Деревья и кустарники», 1949 : 69). У основания адаксиальной стороны семенной чешуи располагаются две семяпочки с зачатками крыльев и вытянутыми пыльцевходами, имеющими неровные края в виде бусинок антоциановой окраски (рис. 3).

Аномальными у изученных нами шишек пихты сибирской были как семенные чешуи, так и семяпочки. Последние оказывались предельно

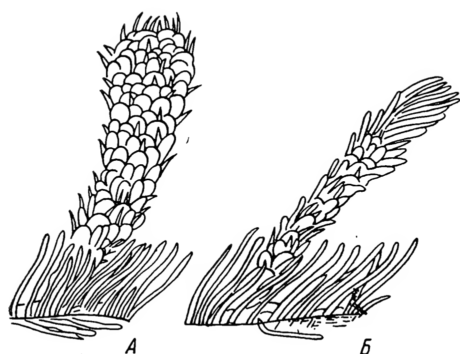


Рис. 1. Внешний вид аномальных женских шишек пихты сибирской.

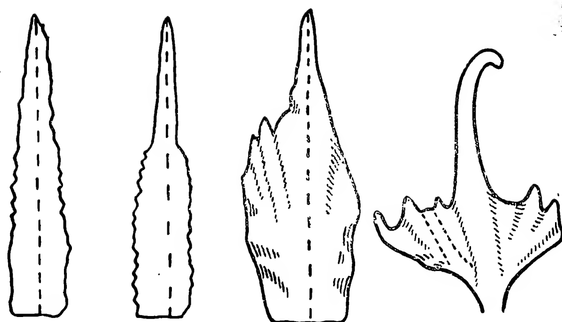


Рис. 2. Формы кроющих чешуй аномальных шишек; ×15.

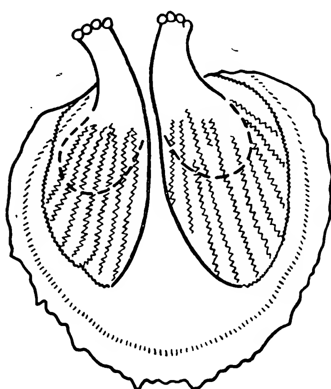


Рис. 3. Внешний вид семенной чешуи нормальной шишки.

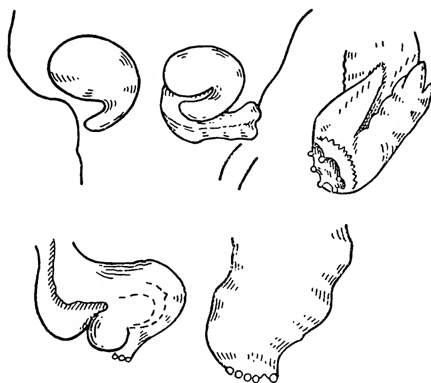


Рис. 4. Аномальные формы семяпочки; × 20.

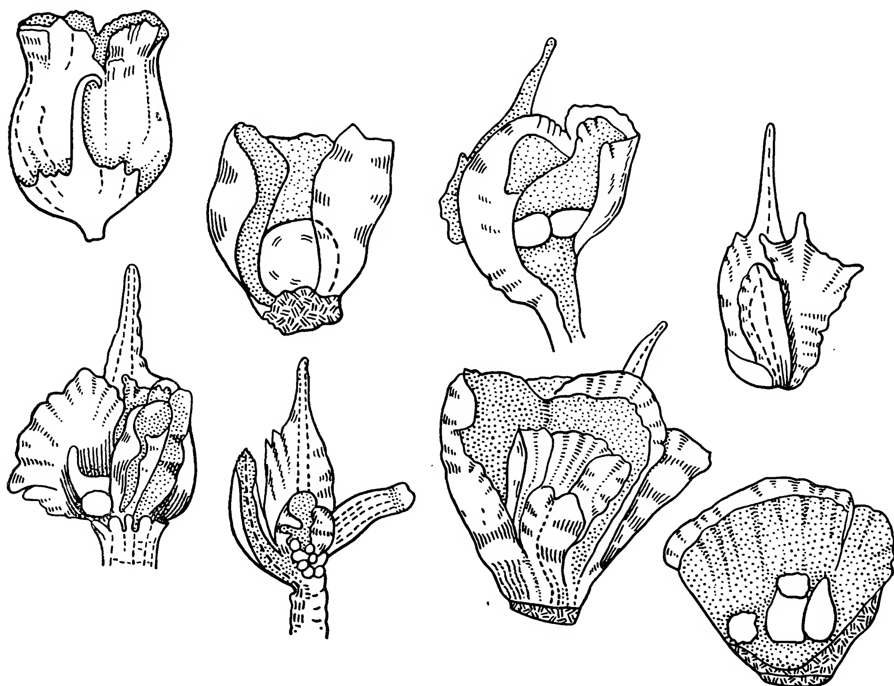


Рис. 5. Метаморфозы семенной чешуи аномальных шишек, ×15.

деформированными, лишь в редких случаях они сохраняли некоторые черты, отдаленно напоминающие их нормальную форму (рис. 4). Аномалия семенных чешуй выражалась в увеличении числа и разрастании их в поперечном направлении. Принимая иногда форму листочков околоцветника тюльпана, чешуя как бы охватывала внутреннюю часть «цветка», заполненного деформированными образованиями. Подобная форма и многочисленность семенных чешуй, большое число внутренних структур придавали всему образованию характер махровости. На рис. 5 приводим для примера несколько изображений метаморфоза семенной чешуи.

У покрытосеменных растений махровость цветка — довольно частое явление, представляющее собой своеобразную форму пролификации. На основании изучения многих представителей цветковых установлено, что махровость возникает вследствие метаморфоза тычинок в лепестки — петализация (Федоров, 1958б; Тутаюк, 1960, и др.).

По определению В. Х. Тутаюк (1960), под термином «махровость» следует понимать тератологические изменения в строении цветка, выражающиеся в увеличении числа его морфологических структур и в различного рода аномалиях анцестрального характера, приводящих к частичной или полной стерилизации.

С нашей точки зрения, такое определение махровости может быть вполне применимо и к описанной выше форме пролификации, выражающейся в увеличении числа структурных элементов в аномальных женских шишках пихты сибирской. Трудно говорить в данном случае об анцестральном характере наблюдаемых явлений, но возникновение стерильности при тех тератологических изменениях, какие претерпевают семяпочки, не вызывает сомнений.

Необходимо отметить, что у рассматриваемых женских шишек некоторая часть семенных чешуй сохраняла почти нормальный внешний вид. Однако таких чешуй было очень мало.

Тщательное препарирование аномальных шишек, проведенное последовательно снизу вверх вдоль центральной оси шишки, позволило увидеть известную закономерность в смене возникающих трансформаций, усложнение которых происходило в акропетальном направлении, достигая максимума в середине и верхней трети оси шишки. Деформированные до махровости комплексы чешуй через небольшие пространственные интервалы сменялись иглами хвои или иглоподобными образованиями. Создавалось представление о ритмичности образований разных форм аномалий. Вегетативные аномалии как бы чередовались с репродуктивными. В очень редких случаях (3 из 114), как уже говорилось, возникали довольно хорошо развитые структуры мало измененного женского аппарата, однако не лишенные признаков деформации. Это выражалось внешне в удлинении семенных чешуй по средней жилке.

Чешуи, близкие к норме (80—83), находились в верхней части средней зоны аномальной шишки. Следующие за ними деформированные образования сменялись хвоинками: шишку венчали 15 зеленых хвоинок.

По окраске нормальные и аномальные шишки заметно отличались друг от друга. Морфологические структуры, составляющие женскую шишку, характеризуются обычно большим разнообразием окраски: от цвета слоновой кости до ярко-пурпурного и коричневого оттенков. Последнее свидетельствует о богатстве тканей шишки флавоноидными пигментами, представленными фенольными гликозидами. К ним относятся прежде всего различные антоцианы, большое содержание которых биохимически установлено в шишках семейства сосновых, в том числе у пихты различных видов (Frank, Santamour, 1966).

Почти вся поверхность внешней и внутренней сторон семенных чешуй имеет антоциановую окраску. Только наружный край, имеющий вид периферийной каймы, окрашен в слабый желтовато-зеленый цвет. На ярко-красном или багровом фоне внутренней стороны семенной чешуи обычно

четко выделяются семяпочки своим цветом слоновой кости с малиновыми «бусинками» по краям семявхода и розовыми зачатками крыльев.

Иную окраску можно видеть у аномальных женских шишек. Пигментация их семенных чешуй тусклая и вместо пурпурных имеет оранжевые тона. Дополнительные структуры, возникающие при махровости, а также деформированные семяпочки имеют зеленоватый цвет. В зеленый цвет вместо антоцианового окрашивались часто ткани внешней стороны семенной чешуи и всегда — иглоподобные образования.

Исчезновение флавоноидных пигментов, установленное визуально, составляло в данном случае характерную черту аномальных шишек. Этот факт привлекает внимание как показатель изменений в обмене фенольных соединений, среди которых многие известны своим участием в регуляции ростовых процессов. Ингибируя рост, они ограничивают тем самым суперактивность ауксинов, способных вызывать патологическое разрастание растительных тканей при нарушениях гормонального обмена (Кефели, 1975).

Первые высказывания о значении фитогормонов для аномального развития растений приводятся в работах Y. и J. Heslop-Harrison (1952, 1957, 1962), установивших генетическую природу тератологических изменений вегетативных органов. Кроме того, в них экспериментально показано, что аберрации формы и жилкования листьев происходят в процессе морфогенеза и определяются нарушением в обмене нуклеиновых кислот, а именно метаболизма РНК.

Роль ауксина в изменении процесса морфогенеза цветка нами прослежена в опытах с тыквенными. После обработки молодых растений тыквы растворами высоких концентраций (5—8%) альфа-нафтилуксусной кислоты (α-НУК) аномалии можно было наблюдать уже при заложении бугорков в зачатках мужских цветков, возникающих обычно значительно ранее женских. Вместо генетически определенного числа их при нормальном развитии у растений, обработанных α-НУК, отмечено образование множества меристематических утолщений. Это придает уродливую форму всему образованию зачаточного цветка. Развитие последнего не прекращалось. Через три недели в нераспустившихся бутонах было обнаружено большое число видоизмененных, сильно деформированных и беспорядочно расположенных пыльников, лишенных пыльцы (рис. 6).

На основании данных, полученных позднее (Ларионова, 1974, 1975; Минина, Ларионова, 1976а, б), было сделано заключение, что причиной образования аномалий является супероптимальная концентрация ауксина в растениях.

Интересно отметить, что, по имеющимся данным, тератологические изменения вегетативных органов связаны с накоплением не ауксинов, а фенолов и хинонов (Школьник и др., 1978), ведущих к разрушению ауксинов и уменьшению в связи с этим их содержания в растениях. Это явление наблюдается под воздействием, например, таких тератогенов, как недостаток бора и цинка (Reed, Dufrenoy, 1942; Смирнов и др., 1977). М. Я. Школьник с сотрудниками опубликовали ряд работ, посвященных физиологической роли микроэлементов в образовании терат (Школьник, 1966, 1970; Школьник, Смирнов, 1975; Смирнов и др., 1977; Школьник и др., 1978). Согласно гипотезе Школьника (1966), тератологические изменения вызываются нарушением специфики белковых синтезов.

В литературе нам не встречались материалы, свидетельствующие о роли гормональной системы в изменении характера развития репродуктивных органов хвойных. В этом отношении можно сослаться лишь на опыт нашей работы по физиологическому изучению аномалии женских шишек у сосны кедровой, установленной А. И. Ирошниковым (1974). Акселерация указанных шишек с образованием крупных беззародышевых семян в год опыления первоначально позволила причислить это явление к особому типу половых трансформаций с ранней активацией роста (Минина, Ларионова, 1976а). Дальнейшее изучение показало, что обнаружен-

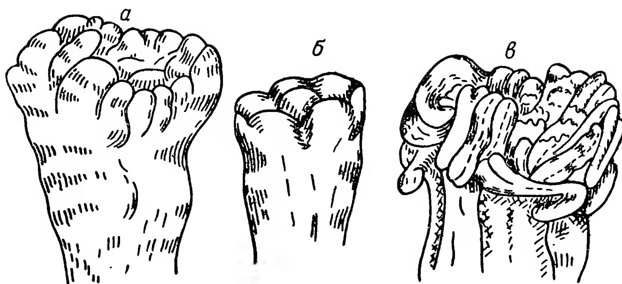


Рис. 6. Аномальное развитие мужского цветка тыквы под влиянием высокой концентрации ауксина.

а, *б* — ×50; *в* — ×15; *б* — норма.

ные аномалии представляют собой проявление партеногенеза, возникающего у шишек с супероптимальной концентрацией ауксинов, гиббереллинов и заметно сниженной активностью фенольных ингибиторов роста (Минина, Ларионова, 1979).

На основании исследований Н. В. Цингер и В. А. Поддубной-Арнольди с сотрудниками (Цингер и др., 1965) было высказано предположение о возникновении в данном случае нереализованного апомиксиса под влиянием особого статуса гормональной системы (Минина, Ларионова, 1976б). Иными словами, рассматриваемые аномалии можно понимать как показатель потенциальной способности шишки сосны кедровой к бесполосеменному размножению, не осуществившемуся вследствие глубокого нарушения генетического контроля, вызванного увеличением влияния фитогормонов.

Охарактеризованные выше аномалии женских шишек пихты сибирской не имеют никакого сходства с аномалиями тех же органов у сосны кедровой. У пихты все признаки свидетельствуют о превращении женских шишек в ростовой побег, т. е. отражают переход женского полового аппарата в несексуализированное состояние. У сосны же трансформации были более сложного характера. Никаких показателей, позволяющих говорить об изменении пола, у нее не обнаружилось. Наоборот, формирование семян при блокаде сингамии, о чем можно судить по отсутствию зародыша, позволяет предположить усиление энергетического уровня тканей женского полового аппарата. Об этом же свидетельствуют данные физиологического изучения, показавшие значительное увеличение активности фитогормонов в тканях таких шишек (Ларионова, 1974, 1975).

Описанные аномалии являются красноречивым доказательством способности изучаемых органов к многовариантности развития, которая определяется внутренними свойствами самого органа и внешними условиями. Однако набор возможных вариантов развития должен быть ограничен. По выражению Д. А. Сабинина (1963 : 89), постулирующего правило многовариантности развития, набор вариантов «. . .укладывается в известные рамки, обусловленные нормой реагирования данной формы развивающегося организма».

Было бы ошибочным отнести таких представителей хвойных, как пихта и сосна, к организмам с абсолютной стабильностью процессов развития. Наоборот, все больше накапливается материалов, показывающих лабильность и, следовательно, возможность многовариантности их морфогенеза.

В заключение можно сказать, что выявление аномалий в организации цветка как показателя пластичности открывает широкие горизонты в поисках способов диагностики потенциальной пригодности отдельных особей для целей создания новых высокопродуктивных форм лесных пород. Наиболее верным достижением указанных целей является, по-видимому, гибридизация при условии правильного подбора родительских пар по выявлению известной пластичности их половых органов. Залогом послед-

него следует признать физиологические показатели изменчивости гормонального метаболизма, участвующего в возникновении различного рода мутационных отклонений в строении репродуктивных органов.

ЛИТЕРАТУРА

Данилова М. Ф. (1961). О природе фасциации у растений. Бот. ж., 46, 10. — Деревья и кустарники СССР. (1949). 1. Голосеменные. Л. — Ирошников А. И. (1974). Полиморфизм популяций кедра сибирского. В кн.: Изменчивость древесных растений Сибири. Красноярск. — Кефели В. И. (1975). Регуляция роста высших растений и гормональные системы у микроорганизмов — общее и специфическое в связи с явлениями патологического роста. В кн.: Проблемы онкологии и тератологии растений. Л. — Кречетович Л. М. (1952). Вопросы эволюции растительного мира. М. — Ларионова Н. А. (1974). Природные регуляторы роста в генеративных органах кедра сибирского. В кн.: Изменчивость древесных растений Сибири. Красноярск. — Ларионова Н. А. (1975). Фитогормоны в регуляции роста и покоя женских шишек кедра сибирского. В кн.: Вопросы физиологии половой репродукции хвойных. Красноярск. — Малютина Е. Т. (1973). О гермафродитизме у ив секции *Vetrix*. Лесной ж., 1. — Мейер К. И. (1958). Морфогения растений. М. — Минина Е. Г., Ларионова Н. А. (1976а). Строение и физиологические особенности аномальных женских шишек *Pinus sibirica* Du Tour. Бот. ж., 61, 4. — Минина Е. Г., Ларионова Н. А. (1976б). Аномалия женских шишек сосны сибирской кедровой (*Pinus sibirica* Du Tour.) как возможная форма апомиксиса. ДАН СССР, 227, 5. — Минина Е. Г., Ларионова Н. А. (1979). Морфогенез и проявление пола у растений. М. — Минина Е. Г., Муратов Ю. М., Третьякова И. Н. (1975). Сексуализация и геотропизм у *Abies*. Тез. док. XII Междунар. бот. конгресс. Л. — Некрасов В. И. (1973). Основы семеноведения древесных растений при интродукции. М. — Некрасова Т. П. (1970). Морфогенез генеративных органов пихты сибирской Изв. СО АН СССР, 10, сер. биол., 2. — Рыжков В. Л. (1941). Позеленение цветка с точки зрения механики развития. Бот. ж., 42, 2—3. — Рыжков В. Л. (1954). Происхождение центральной плаценты в свете тератологических данных. Бот. ж., 39, 5. — Сабинин Д. А. (1963). Физиология развития растений. М. — Смирнов Ю. С., Крупникова Т. А., Школьник М. Я. (1977). Содержание ИУК в растениях, различающихся по чувствительности к борному дефициту. Физиол. раст., 24, 2. — Тахтаджян А. Л. (1954). Вопросы эволюционной морфологии растений. Л. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. М.; Л. — Тахтаджян А. Л. (1970). Происхождение и расселение цветковых растений. Л. — Тутаюк В. Х. (1960). Строение махровых цветков. Баку. — Тутаюк В. Х. (1975). Филогенетическое значение тератологических изменений органов цветка. В кн.: Проблемы онкологии и тератологии растений. Л. — Федоров Ал. А. (1948). Материалы по эволюции сем. мимозовых (*Mimosaceae*). Тр. Бот. инст. АН СССР, 1, 7. — Федоров Ал. А. (1958а). Тератология и формообразование у растений. Комаровские чтения, XI. Л. — Федоров Ал. А. (1958б). Тератогенез и его значение для формо- и видообразования у растений. В кн.: Проблема вида в ботанике, 1. М.; Л. — Цингер Н. В., Поддубная-Арнольди В. А., Петровская-Баранова Т. П., Полунина Н. Н. (1965). К вопросу о причинах апомиксиса. Тр. МОИП, отд. биол., 18. — Школьник М. Я. (1966). Морфологическая изменчивость растений, нуклеиновые кислоты и белковый синтез. Бот. ж., 51, 12. — Школьник М. Я. (1970). Физиологическая роль бора у растений в свете новейших данных. В кн.: Физиологическая роль микроэлементов у растений. Л. — Школьник М. Я., Смирнов Ю. С. (1975). Физиологические механизмы тератологических изменений у растений. В кн.: Проблемы онкологии и тератологии у растений. Л. — Школьник М. Я., Смирнов Ю. С., Стом Д. И. (1978). Тератологические изменения у растений, индуцируемые фенолами. Бот. ж., 63, 5. — Bouvarel P. (1964). Observation sur la transformation de bourgeons fleur chez *Abies cephalonica* Loud. Bul. Soc. Bot. France, 111, 5—6. — Frank S., Santamour J. (1966). Anthocyanins of conelets in the *Pinaceae*. For. Sci., 4. — Gegov A. (1973). Das morphologische Wesen der pflanzliche Teraten. — Goebel K. (1932). Organographie der Pflanzen, 3. Jena. — Heslop-Harrison J. (1952). A reconsideration of plant teratology. Phyton, 4, 1—3. — Heslop-Harrison J. (1962). Effect of 2-thiouracil on cell differentiation and leaf morphogenesis in *Cannabis sativa*. Ann. Bot., New. Ser., 26, 103. — Heslop-Harrison J., Heslop-Harrison Y. (1957). Studies on flowering plant growth and organogenesis. 1. Morphogenetic effect of 2,3,5-triiodbensoic acid on *Cannabis sativa*. Proc. Roy. Soc. Edinb., B66, 409. — Lemoine-Sebastian C. (1971). A propos de strobiles proliferes de *Sciadopitys*: l'ecaille seminale et l'aiguille. Bot. Rhedon., Ser. A, 10. — Reed H. S., Dufrenoy J. (1942). Catechol aggregates in the vacuoles of cells of zinc deficient plants. Amer. J. Bot., 29, 7.

Институт леса и древесины СО АН СССР,
Красноярск.

Получено 10 I 1978.

УДК 581.526.3

А. В. Фрейндлинг

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ И ЕЕ ПРОДУКЦИЯ В РЯДЕ ВОДОЕМОВ БАССЕЙНА Р. КЕМЬ

A. V. FREINDLING. VEGETATION AND ITS PRODUCTION IN SOME RESERVOIRS OF THE KEM RIVER BASIN

Приведены сведения о характере и степени зарастания ряда разнотипных водоемов бассейна р. Кемь. Рассмотрены особенности распространения макрофитов в зависимости от гидрологических и гидрохимических условий (характера строения озерных котловин, типа донных отложений, проточности, температуры). Указаны площади, занимаемые различными растительными сообществами, оценена их роль в продуцировании органического вещества водоема. Для наиболее распространенных видов макрофитов приведены величины годовой продукции и ее энергетические эквиваленты. Сведения о макрофитах водоемов, полученные в их естественном состоянии, позволят судить об изменении природных условий озер в результате антропогенного воздействия.

Высшая водная растительность как один из компонентов пресноводного биоценоза участвует в круговороте веществ и энергии в водоеме. Она относится к числу биологических факторов, определяющих чистоту воды, создает особую среду обитания для зоокомпонентов, продуцирует органическое вещество, выступает одним из индикаторов изменений природных условий в водоемах. В связи с этим изучение водной растительности является необходимым звеном в комплексных гидробиологических исследованиях.

Один из районов активного преобразования природы в Карелии — западная часть бассейна р. Кемь, где расположено Костомукшское железорудное месторождение. По принятой схеме его освоения котловина оз. Костомукшского, из которого вытекает р. Кенти, будет использоваться как отстойник твердых частиц, поступающих с горно-обогатительного комбината в виде водной смеси. После отстаивания осветленные и очищенные воды будут стекать за его пределы. Для оценки современного состояния природы водоемов бассейна и разработки мероприятий по их охране Карельский филиал АН СССР выполнил комплексные исследования на десяти озерах, входящих в систему р. Кенти. Они включали гидрологические, гидрохимические и гидробиологические наблюдения, являющиеся первым шагом в изучении озерных экосистем. При дальнейших исследованиях водоемов района полученные материалы помогут выявить степень и интенсивность изменений в них природных условий в процессе хозяйственного освоения территории.

Район и объекты исследований

Рассматриваемые водоемы расположены в северо-западной части бассейна р. Кемь, в частном водосборе р. Кенти. К ним относятся озера Костомукшское, Окуневое, Куроярви, Поппалиярви, Юрикоярви, Койвас, Кенто, Ломозеро, Юляярви, Алоярви (см. рисунок). Все водоемы этой системы за исключением двух последних сохраняют естественный режим уровней. В озерах Юляярви и Алоярви он изменен в связи с превращением оз. Куйто в энергетическое водохранилище.

Река Кенти является озерно-речной системой, состоящей из десяти указанных озер, соединенных речными участками. Ее длина 75 км, высота падения — 103.7 м (Берсонов, 1960). В водоемах происходит трансформация речного стока, на дно осаждаются взвешенные частицы, в отчлененных заливах и губах развиваются процессы, свойственные озерным условиям. Площади озер рассматриваемой системы изменяются от 0.3 (Окуневое) до 30.8 км^2 (Кенто), средние глубины варьируют от 2.6 (Окуневое) до 4.7 м (Ломозеро). Объем водной массы изменяется от 0.0009

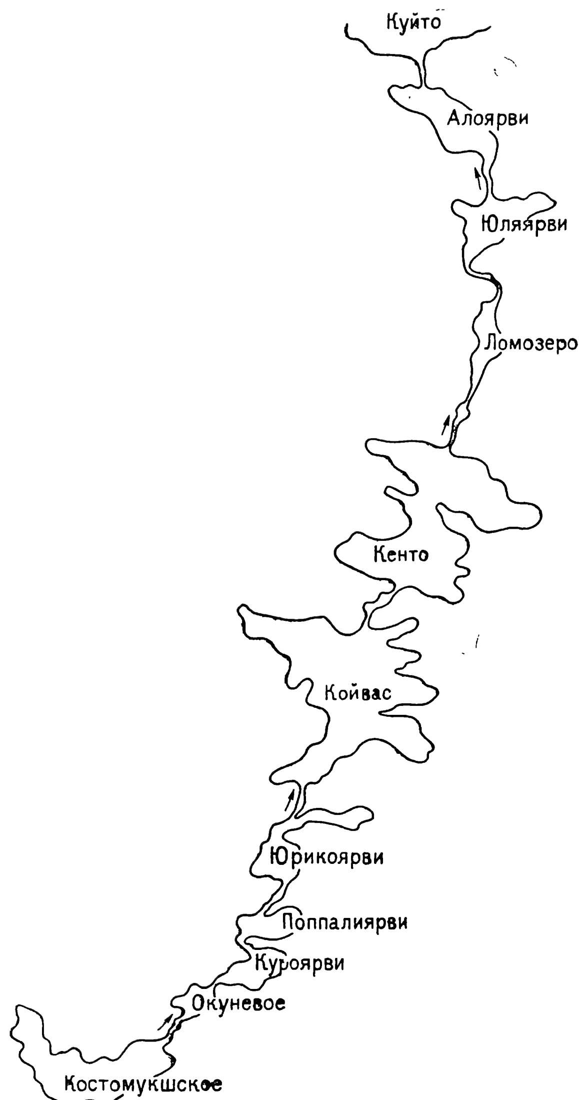


Схема расположения озер.

(Окуневое) до 0.1031 км³ (Кенто). Температурный режим их вод характеризуется малой тепловой инерцией: изменение запасов тепла в водной среде сопряжено с изменениями температуры воздуха.

В годы с теплым летом (1973 г.) температура воды в литоральной зоне достигает 25 (Койвас)— 25.6° (Юрикоярви). Прозрачность воды в озерах варьирует от 2.5 (Окуневое) до 3.3 м (Койвас). Дно озер покрыто песчаными, илистыми и железорудными отложениями. Пески, представленные разнородными фракциями, распространены преимущественно в литорали, в большинстве случаев они встречаются в сочетании с галечно-валунными грунтами. Илистые отложения имеют различную консистенцию и окраску, изменяющуюся от бурой до серо-зеленой. Воды озер маломинерализованные, с низкой жесткостью и малым содержанием биогенных элементов.

Материал и методика

Сведения о макрофитах озер бассейна р. Кемь незначительны. Для р. Кемь и озер Роппомо, Муальярви, Паноярви и Орчежярви они приведены В. М. Катанской (1968), для озер Юляярви и Алоярви даны П. И. Новиковым (1959). Первые подробные сведения о видовом составе, степени зарастания, фитомассе и продукции водной растительности, полученные при комплексном изучении озер Каменного и Лувозера (система р. Хяме-Каменная), приводятся в работах Л. И. Гордеевой и Е. А. Клюкиной (1974), Л. И. Гордеевой и др. (1974), В. А. Соколовой и др. (1977). Химический состав макрофитов озера Каменного описан Е. А. Клюкиной и А. В. Фрейндлингом (1977).

Макрофиты водоемов системы р. Кенти изучались впервые. Исследования их выполнены по общепринятой методике (Катанская, 1956). Визуально установлены площади основных растительных ассоциаций и протяженность полосы прибрежных зарослей, составлены картосхемы их распространения. Для характеристики участия высших водных растений в круговороте веществ в водоеме были определены фитомасса и годовая продукция доминирующих видов макрофитов. Для установления фитомассы растений в период максимального развития взяты укосы с площади в 1 м². Определены их сырой и воздушно-сухой вес, влажность

и зольность. По величине фитомассы с использованием имеющихся зависимостей (Lieth, 1965; Распопов, 1973) подсчитаны годовая продукция макрофитов и ее энергетический эквивалент. Принято, что содержание углерода равно 40% от веса абсолютно сухих растений, а энергетический эквивалент 1 г органического вещества равен 10 ккал, или 41.9 кДж. Названия растений приведены по определителям М. Л. Раменской (1960) и В. Н. Чернова и Е. П. Черновой (1949).

Результаты исследований

Исследованные озера существенно отличаются по степени и характеру зарастания. Основной фон на шести наиболее крупных водоемах (Костомукшском, Поппалиярви, Юрикоярви, Койвас, Кенто, Ломозере) создают группировки воздушно-водных растений, на четырех озерах (двух верхних — Окуневом, Куроярви и двух нижних — Юляярви и Алоярви) главенствующая роль принадлежит сообществам макрофитов с плавающими листьями. Среди водоемов первой группы наиболее заросшее Ломозеро: растительностью покрыто около 8.5% площади. Его берега на 90% окаймлены полосой растительных сообществ, ширина которой 10—25, а на отдельных участках достигает 50—75 м. В формировании растительного покрова этого водоема фитоценозы воздушно-водных и растений с плавающими листьями занимают примерно равную площадь — соответственно около 47 и 45% общей площади зарастания.

Сходны по степени распространения макрофитов (около 7%) озера Костомукшское и Юрикоярви. На оз. Костомукшском берега на 70% окаймлены полосой прибрежных зарослей, в которых площадь, занятая воздушно-водными растениями, достигает 22.7 га. На нем выделяются три основных участка зарастания: центральный плес, отчлененная юго-западная часть озера и северо-западный залив. На первых двух участках наиболее распространены воздушно-водные растения — тростниково-камышовые и хвощевые сообщества, а макрофиты с плавающими листьями образуют небольшие островки или тянутся узкой полосой по внешнему краю воздушно-водных растений. В северо-западном заливе, наоборот, доминируют фитоценозы кубышки желтой *Nuphar lutea* (L.) Smith и ежеголовника простого *Sparganium simplex* Huds.

На оз. Юрикоярви высшая водная растительность развита в значительно меньшей степени. В нем преобладает каменисто-валунная литораль, по берегам имеются многочисленные выходы скальных образований. Полоса растительных ценозов окаймляет берега на 12%, ширина ее варьирует от 10 до 25, местами — 50 м (юго-западный участок озера). Ведущая роль в формировании растительного покрова принадлежит тростнику обыкновенному *Phragmites communis* Trin. (около 5 га) и камышу озерному *Scirpus lacustris* L. (около 4 га). Из представителей растений с плавающими листьями здесь наиболее широко распространены кубышко-ежеголовниковые сообщества (около 8 га).

К менее зарастающим водоемам этой группы относится оз. Поппалиярви, в нем растительностью занято около 5% площади водной поверхности. Берега его на 68% их общей длины окаймлены узкой прерывистой полосой зарослей растений. Наиболее широко представлены тростник обыкновенный (около 3 га), фитоценозы хвоща топяного *Equisetum fluviatile* L. (1.5 га) и камыша озерного (0.5 га). Среди макрофитов с плавающими листьями доминируют кубышко-кувшинковые (около 2 га) и ежеголовниковые (1 га) сообщества.

В самых крупных озерах системы Койвас и Кенто, относящихся к группе водоемов с преобладанием воздушно-водной растительности, макрофиты развиты слабо. Береговая линия оз. Кенто сильно изрезана. Ее изгибами образовано большое количество мысов и различных по величине заливов. Берега преимущественно валунные, песчано-валунные, скалистые. В большинстве своем они открыты для ветро-

волнового воздействия. Макрофитами занято около 4% общей площади. Берега окаймлены полосой растительных сообществ на 48%. Степень и характер зарастания различных частей водоема неодинаковы. Наибольшие площади мелководий, покрытых растительностью, находятся в северо-восточном плесе, они приурочены больше к его южному и западному берегам. Ширина полосы зарослей в этих районах изменяется от 100 до 150, местами достигает 300 м. Основной фон создают группировки воздушно-водных растений, из которых наиболее широко представлены ассоциации Phragmites communis Trin. (около 4 га) и Scirpus lacustris L. (25 га). В группе растений с плавающими листьями выделяются кубышко-кувшинковые (около 16 га) и ежеголовниковые (8 га) сообщества.

Оз. Койвас относится к мелководным водоемам. Его средняя глубина 4 м. Береговая линия значительно изрезана, ее изгибами образован ряд различных по величине заливов и мысов. Берега в основном валунные, местами скалистые, в вершинах губ и заливов, а также во всей северо-западной части озера — песчаные. Среди них преобладают открытые для ветроволнового воздействия. Водная растительность в водоеме имеет незначительное распространение, ею занято около 2% общей его площади. Берега водоема на 40% опоясывает прерывистая полоса растительных сообществ.

Наиболее благоприятные условия для их развития отмечены в северо-западном плесе и ряде заливов центральной и южной части водоема. Главенствующая роль в зарастании принадлежит тростниково-камышовым сообществам, покрывающим площадь около 24 га. Воздушно-водные растения распространены повсеместно, но крайне неравномерно — наибольшие участки таких фитоценозов (полосой до 50 м и более) находятся в северо-западном плесе. Кубышко-ежеголовниковые сообщества занимают площадь около 16 га.

Во второй группе водоемов, где основная роль принадлежит растениям с плавающими листьями, наиболее зарастающим является оз. Окуневое. Оно самое небольшое по площади, имеет наиболее выраженную проточность и самый высокий среди рассматриваемых озер показатель условного водообмена. Водоем окружен холмами, покрытыми хвойным лесом. Мелководная литораль в сочетании с песчано-илистыми отложениями благоприятствуют развитию водной растительности, покрывающей около 13% площади озера. Берега его на 66% окаймлены полосой растительных сообществ шириной 5—10 м. Местами макрофиты имеют островное распространение. Среди них наиболее широко развиты кубышко-кувшинковые (1.5 га) и ежеголовниковые (1 га) сообщества. В меньшей степени представлен хвощ топяной (0.5 га) и тростник обыкновенный (0.2 га).

Оз. Куроярви имеет петлевидную форму. Котловина его расположена среди холмов, поросших хвойным лесом. Береговая линия имеет сравнительно плавные очертания. Литораль мелкая, выложена преимущественно песчано-илистыми отложениями. Условия для произрастания водной растительности благоприятные, ею покрыто около 12% общей площади озера, берега опоясаны полосой макрофитов на 72% их общей протяженности.

Господствующее положение среди различных экологических групп занимают растения с плавающими листьями. Они обитают по внешнему краю группировок воздушно-водных растений и тянутся почти сплошной полосой вдоль всей литорали. Доминирующими являются кубышко-кувшинковые (площадь около 6 га) и ежеголовниковые (3 га) сообщества. Группировки воздушно-водных растений занимают площадь около 2 га. Они приурочены к зоне каменисто-песчаной литорали, встречаются в виде отдельных куртин и узкой полосы зарослей.

При превращении оз. Куйто в водохранилище оказались в подпоре нижние озера системы Юляярви и Алоярви. На образовавшихся в них

мелководьях затопление древесной и кустарниковой растительности создало неблагоприятные условия для развития и распространения макрофитов. По характеру и степени зарастания эти два водоема близки между собой. В оз. Юляярви растительностью покрыто около 18 га (степень зарастания 3.3%). Берега его на 55% окаймляются полосой макрофитов. К наиболее заросшим районам озера относятся мелководные заливы и приустьевые участки рек и ручьев, где ширина полосы зарослей достигает 20 м и более. Среди макрофитов преобладают растения с плавающими листьями, из них основной фон зарослей образуют сообщества кубышки (5 га). Воздушно-водные растения представлены тростником обыкновенным, который произрастает отдельными участками, общая их площадь около 1 га.

Степень зарастания оз. Алоярви около 3.4%. Растительные ценозы распространены по водоему неравномерно, они опоясывают берега на 47%. Наиболее развиты макрофиты в устьях рек и ручьев, заливах, на открытых мелководьях. Для этого озера характерно значительное развитие сообщества горца земноводного *Polygonum amphibium* L. Тростниково-хвощевые ценозы, представленные узкой полосой зарослей, занимают площадь 0.4 га.

Площади сообществ макрофитов и их процентное соотношение приведены в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Площади сообществ различных экологических групп макрофитов (га) и их процентное соотношение в водоемах системы р. Кенти

Экологические группы	Костомукшское	Окуневое	Куроярви	Поппалиярви	Юрикоярви	Койвас	Кенто	Ломозеро	Юляярви	Алоярви
Гелофиты	22.7 / 60.7	0.6 / 15.3	2.3 / 19.2	5.2 / 62.3	8.3 / 50.2	24.9 / 54.8	73.0 / 71.9	14.8 / 50.5	1.1 / 6.2	0.4 / 1.6
Нейстофиты	13.5 / 36.1	3.0 / 72.6	9.7 / 79.7	3.1 / 37.7	8.1 / 49.0	19.8 / 43.5	27.9 / 27.6	13.3 / 45.0	15.3 / 83.8	19.2 / 80.7
Гидатофиты	1.2 / 3.2	0.5 / 12.1	0.1 / 1.1	—	0.1 / 0.8	0.8 / 1.7	0.5 / 0.5	1.3 / 4.5	1.8 / 10.0	4.2 / 17.7
Всего . . .	37.4 / 100	4.1 / 100	12.1 / 100	8.3 / 100	16.5 / 100	45.5 / 100	101.4 / 100	29.4 / 100	18.2 / 100	23.8 / 100

Примечание. В числителе — площадь (га), в знаменателе — процент от общей площади зарослей.

В исследованных водоемах процентное соотношение между экологическими группами растений различно. В зарастании озер Костомукшского, Поппалиярви, Юрикоярви, Койвас, Кенто и Ломозера главенствующая роль принадлежит группировкам воздушно-водных растений (соответственно 61, 62, 50, 55, 72, 51% от общей площади зарослей).

В озерах Окуневом, Куроярви, Юляярви и Алоярви наиболее распространены фитоценозы растений с плавающими листьями (соответственно 73, 80, 84, 81%). Сообщества погруженных макрофитов имеют ограниченное развитие. Наибольшая доля их участия в формировании растительного покрова отмечена для озер Окуневое (12), Юляярви (10) и Алоярви (17.7%).

Для оценки продуктивности различных видов макрофитов в группировках, где они доминируют, взяты пробы на фитомассу, по величине которой с учетом площадей зарастания и по имеющимся зависимостям (Lieth, 1965; Распопов, 1973) подсчитана продукция макрофитов и ее энергетический эквивалент (табл. 2). Несмотря на различие площадей, занимаемых воздушно-водными растениями, основная доля про-

дукции в шести водоемах создается ими: в оз. Костомушкском — 55, в оз. Поппалиярви — 73, в оз. Юрикоярви — 72, в оз. Койвас — 80, в оз. Кенто — 85 и в Ломозере — 71% от ее общей годовой величины. На водоемах, в которых преобладают растения с плавающими листьями (Окуневое, Куроярви, Юляярви, Алоярви), именно они дают основную растительную продукцию (соответственно 64, 62, 87 и 76%).

ТАБЛИЦА 2

Годовая растительная продукция макрофитов в водоемах системы р. Кенти

Доминирующий вид растений	Костомукшское	Окуневое	Куроярви	Поппалиярви	Юрикоярви	Койвас	Кенто	Ломозеро	Юляярви	Алоярви
Phragmites communis	856/3.6	82/0.3	874/3.7	670/2.8	2081/8.7	11490/48.1	24859/104.2	5306/22.2	490/2.1	136/0.6
Scirpus lacustris	532/2.2	—	48/0.2	108/0.5	1204/5.0	1946/8.2	8925/37.4	552/2.3	—	—
Equisetum fluviatile	356/1.5	37/0.2	11/0.04	127/0.5	—	106/0.4	403/1.7	207/0.9	—	5/0.02
Nuphar lutea	666/2.8	214/0.9	1171/4.9	217/0.9	771/3.2	1970/8.3	3894/16.3	1515/6.4	568/2.4	389/1.6
Sparganium friesii S. simplex	449/1.9	100/0.4	296/1.2	95/0.4	282/1.2	562/2.4	738/3.1	284/1.2	118/0.5	414/1.7
Potamogeton natans	137/0.6	62/0.3	29/0.1	10/0.04	131/0.6	685/2.9	918/3.9	330/1.4	3363/14.1	1242/5.2
P. perfoliatus	197/0.8	83/0.4	22/0.09	—	22/0.09	125/0.5	82/0.3	176/0.3	300/1.3	1303/5.5
Прочие	699/2.5	116/0.5	490/2.1	245/1.0	898/3.8	3377/14.2	8197/34.4	1708/7.2	2113/8.9	4439/18.6
Всего	3892/16.3	694/2.9	2941/12.3	1472/6.2	5389/22.6	20261/84.9	48016/201.2	10078/42.2	6952/29.1	7928/33.2

Примечание. В числителе — продукция (кг), в знаменателе — ее энергетический эквивалент, кДж ($1 \cdot 10^7$).

Погруженные макрофиты наиболее существенный вклад в образование органики в водоеме вносят в оз. Алоярви — 22%.

Ежегодно минимальное количество органического углерода (0.8 г), продуцируемого макрофитами на 1 м² площади акватории, получает оз. Костомукшское, максимальное (2.9 г С/м²) поступает в оз. Ломозеро. Поскольку органическое вещество макрофитов после их отмирания вступает в биотический круговорот в пределах мелководной зоны, а не разносится по всему водоему, можно подсчитать количество органического углерода, поступающего на 1 м² зарослей. При пересчете величины годовой продукции, выраженной в органическом углероде на единицу площади зарослей, установлено, что минимальное количество углерода на 1 м² зарослей поступает в оз. Костомукшском (10.4 г С/м²), в оз. Кенто эта величина наибольшая — 47.4 г С/м².



Характер и степень зарастания водоемов озерно-речной системы р. Кенти различны. Наиболее развита водная растительность на небольшом оз. Окуневом — верхней части бассейна (площадь покрытия около 13%), имеющем самый высокий среди исследованных водоемов показатель условного водообмена. Минимальная степень зарастания свойственна

второму по величине озеру средней части бассейна — Койвас (около 2%), показатель сменности его вод равен 2.

На шести водоемах системы — Костомукшском, Поппалиярви, Юрикоярви, Койвас, Кенто, Ломозера — главенствующая роль в формировании растительного покрова принадлежит фитоценозам воздушно-водных растений. Степень зарастания их варьирует от 2.1 (Койвас) до 8.4% (Ломозеро). Представителями этой экологической группы макрофитов и создается основная растительная продукция — от 55 (Костомукшское) до 85% (Кенто). Озера Окуневое, Куроярви, Юляярви и Алоярви зарастают на 3.3 (Юляярви) — 13.3% (Окуневое). Основной фон в зарастании создают группировки растений с плавающими листьями, они же являются и основными продуцентами растительной массы — от 62.4 (Куроярви) до 86.6% (Юляярви).

Годовая продукция, рассчитанная по H. Lieth (1965) и И. М. Распопову (1973), выраженная в органическом углероде, изменяется от 0.7 (Окуневое) до 48 т (Кенто). Самое малопродуктивное оз. Костомукшское — 0.8 г С/м^2, наиболее продуктивное оз. Ломозеро — 2.9 г С/м^2. Минимальное количество органического углерода, приходящееся на 1 м^2 зарослей, образуется в литоральной зоне оз. Костомукшского (10.4 г С/м^2), в оз. Кенто оно достигает максимума (47.4 г С/м^2).

В целом водоемы рассматриваемой системы при отсутствии антропогенного влияния зарастают незначительно.

В процессе заполнения котловины оз. Костомукшского продуктами переработки железосодержащих пород вода в нем будет обогащаться взвешенными и растворенными веществами. Изменится природа как самого озера, так и ниже расположенных водоемов системы р. Кенти. В большей степени это скажется на озерах ее верховья — в них станут иными состав и качество вод, нарушатся естественные гидрологический, гидрохимический и биологический режимы. Увеличение объема твердого стока вызовет изменение структуры донных отложений, в результате чего создадутся иные условия произрастания водных растений. Постепенное отложение твердых частиц на илистых грунтах приведет к смене видов растительности и изменению площадей их распространения.

Слабая самоочистительная способность северных водоемов будет способствовать распространению отмеченного антропогенного загрязнения по всей озерно-речной системе р. Кенти до впадения ее в оз. Среднее Куйто, что несомненно скажется и на водной растительности, характере ее развития, продуктивности.

ЛИТЕРАТУРА

Берсонов С. А. (1960). Водноэнергетический кадастр Карельской АССР (кадастр потенциальных запасов водной энергии). Л. Изд. АН СССР. — Гордеева Л. И., Клюкина Е. А. (1974). Материалы о распределении планктических комплексов в различных ассоциациях высшей водной растительности оз. Лувозеро. IX сес. Учен. совета по проблеме «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера», посвящ. 250-летию АН СССР, 28—31 X 1974. Тез. докл., Петрозаводск. — Гордеева Л. И., Клюкина Е. А., Родькин В. И., Соколова В. А. (1974). Гидробиологическая характеристика некоторых озер бассейна р. Каменной. IX сес. Учен. совета по проблеме «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера», посвящ. 250-летию АН СССР, 28—31 X 1974. Тез. докл., Петрозаводск. — Катанская В. М. (1956). Методика исследования высшей водной растительности. В кн.: Жизнь пресных вод, IV, 1. М.; Л. Изд. АН СССР. — Катанская В. М. (1968). Исследования водной растительности р. Кеми и некоторых озер ее бассейна. VII сес. Учен. совета по проблеме «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Карелии», март, 1968. Тез. докл., Петрозаводск. — Клюкина Е. А., Фрейндлинг А. В. (1977). Продукция и химический состав макрофитов двух разнотипных озер Карелии. I Всес. конфер. по высш. водн. и прибр.-водн. растениям. Тез. докл., Борок. — Новиков П. И. (1959). Озера Алозеро (Алоярви) и Юляярви. В кн.: Озера Карелии. Природа, рыба и рыбное хоз. Петрозаводск. Гос. изд. КАССР. — Раменская М. Л. (1960). Определитель высших растений Карелии. Петрозаводск, Гос. изд. КАССР. — Распопов И. М. (1973). Фитомасса и продукция макрофитов Онежского озера.

Л., Наука. — Соколова В. А., Гордеева Л. И., Клюкина Е. А., Родькин В. И. (1977). Гидробиологическая характеристика озер Каменного и Лувозера. В кн.: Биол. ресурсы района Костомукши, пути освоения и охраны. Петрозаводск. — Чернов В. Н., Чернова Е. П. (1949). Флора озер Карелии. Петрозаводск. Гос. изд. Карело-Финской ССР. — Lieth H. (1965). Ökologische Fragestellungen bei der Untersuchung der biologischen Stoffproduktion. 1. Einfürung, Definition und Wachstumsanalysen. Qual. Plantarum et Material Vegetab, v. 12, N 3.

Отдел водных проблем
Карельского филиала АН СССР,
Петрозаводск.

Получено 15 VIII 1979.

УДК 581.1 : 582.542.1 (98)

В. П. Левковский, Е. А. Тихменев, Е. П. Левковский

КЛЕЙСТОГАМИЯ АРКТИЧЕСКИХ ЗЛАКОВ

V. P. LEVKOVSKY, E. A. TIKHMENEV, E. P. LEVKOVSKY.
CLEISTOGAMY IN ARCTIC GRASSES

Установлены частые случаи клейстогамии (закрытого цветения) у арктических злаков. Переход от хазмогамного (открытого) цветения к клейстогамии происходит при наступлении неблагоприятных погодных условий и наблюдается почти у четверти встречающихся на о. Врангеля видов. Отмеченное клейстогамное цветение можно расценивать как прогрессирующую адаптацию к среде обитания, которая, вероятно, содействовала циркумполярному или почти циркумполярному распространению большинства исследовавшихся видов.

Изучение экологии злаков (*Poaceae*) представляет большой интерес, определяемый в первую очередь практический ценностью данного семейства. Ранее было установлено, что клейстогамия является одной из форм адаптации злаков умеренного пояса к экстремальным факторам среды обитания (Hackel, 1906; Velenovsky, 1910; Uphof, 1938; Пономарев, 1964). Эти факторы — повышенная температура, почвенная засуха и некоторые другие — вызывают экологическую клейстогамию, когда вскрывание пыльников и опыление осуществляются внутри сомкнутых цветковых чешуй. В некоторых случаях клейстогамия у вида может наблюдаться в условиях длинного светового дня, а при коротком дне происходит открытое хазмогамное цветение (Langer, Wilson, 1965). Клейстогамия обычна в родах *Stipa* L., *Triticum* L., *Avena* L., *Bromus* L. и др. (Hackel, 1906; Uphof, 1938; Лавренко, 1941; Пономарев, 1961, 1964; Солнцева, 1965; Гузик, 1975; Прокудин и др., 1977), в том числе и у культурных злаков; она обеспечивает регулярное и обильное плодоношение. В родах *Hordeum* L. и *Stipa* довольно часто встречается двойная и реже пазушная клейстогамия (Körnicke, 1885; Chase, 1908; Brown, 1952). Характерная для ряда видов облигатная клейстогамия в большинстве случаев влечет за собой редукцию элементов цветка: сокращение числа тычинок, уменьшение размеров пыльников, недоразвитие лодикул и т. д. (Гордягин, 1913; Пономарев, 1964; Верещагина, 1969). Редукция элементов цветка может проявляться и у факультативных клейстогамов, у которых в зависимости от внешних условий имеет место сочетание закрытого цветения с хазмогамией. Все эти особенности относятся к злакам умеренного пояса. В отношении арктических видов было распространено мнение (Hackel, 1906) об отсутствии у них клейстогамии.

Впервые в тундровой зоне закрытое цветение злаков отмечено В. Ф. Шамуриным (1958) для двух видов — *Deschampsia borealis* и *Festuca brevifolia* (район бухты Тикси). Частично сведения о клейстогамии арктических злаков были опубликованы нами ранее (Тихменев, Левковский,

1973; Левковский, Тихменев, 1977). Учитывая большую эволюционную значимость клейстогамии как формы адаптации, мы нашли возможным рассмотреть в данной статье эту особенность цветения арктических растений.

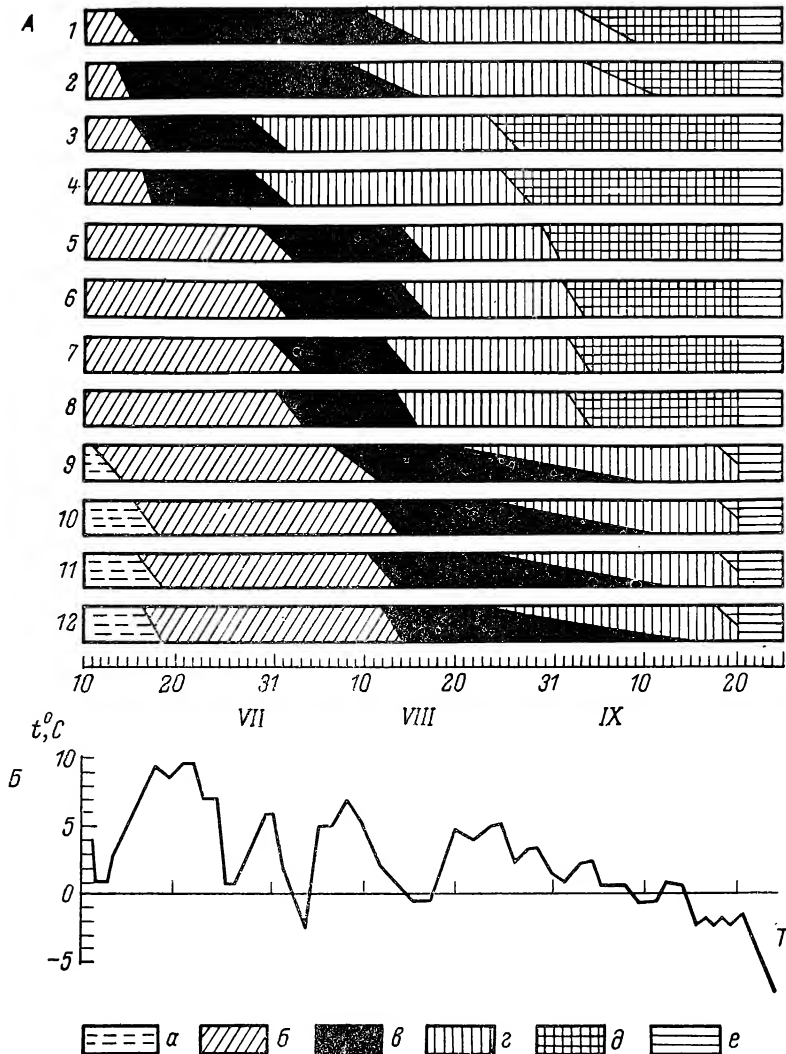
Наши исследования проводились с 1971 по 1975 и в 1977 гг. на о. Врангеля (71° с. ш.). Был также использован материал, полученный с соседнего о. Геральд. Климатические условия района исследований отличаются низкой температурой и высокой относительной влажностью воздуха в летний период (Сватков, 1970).

Специфические условия обитания арктических растений затрудняют осуществление перекрестного опыления (ксеногамии). Исследованные виды тундровой зоны обычно цветут хазмогамно, пыльники и рыльца пестиков свободно экспонируются, благоприятствуя переопылению популяции (Шамурин, 1966; Тихменев, 1976; Левковский, Тихменев, 1977, и др.). В процессе антэкологических наблюдений нами было обнаружено, что при неблагоприятных погодных условиях наряду с широким распространением автогамии у целого ряда видов наблюдался переход к клейстогамии — происходило массовое вскрывание пыльников и опыление в закрытых цветках, т. е. лодикулярный механизм раскрывания цветков не срабатывал. Как правило, этот переход был вызван пониженными (3.5—5.0°) температурами при повышенной влажности воздуха в период цветения вида. Такой тип экологической клейстогамии мы предлагаем назвать криоклейстогамией. Наблюдения показали, что клейстогамия характерна по крайней мере для 12 видов злаков из 49 (Петровский, 1973), произрастающих на острове Врангеля: *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb., *Deschampsia borealis* (Trautv.) Roshev., *D. glauca* Hartm., *Poa abbreviata* R. Br., *P. pseudoabbreviata* Roshev., *P. wrangelica* Tzvel., *Phippsia algida* (Soland.) R. Br., *Puccinellia tenella* (Lange) Holmb., *Festuca baffinensis* Polunin, *F. brachyphylla* Schult., *F. brevissima* Jurtz., *F. hyperborea* Holmen.

Если обратить внимание на ареалы рассматриваемых видов, то можно сказать, что все эти виды имеют в основном циркумполярное или почти циркумполярное распространение, являясь арктоальпийцами или эварктами (Юрцев, 1966). Клейстогамно цветущие экземпляры были отмечены у щучек *Deschampsia borealis*, *D. glauca* с о. Геральд.

В наибольшей степени склонность к клейстогамии выявилась у типичных эварктов *Poa abbreviata*, *P. pseudoabbreviata*, *Phippsia algida*. В отдельные, особенно неблагоприятные по погодным условиям сезоны, например в 1973 и 1975 гг., у этих видов отмечено исключительно закрытое цветение. Кроме того, у *P. algida* практически независимо от внешних условий осуществлялась двойная клейстогамия — закрытое цветение происходило во влагалище кроющего листа. Для данного вида отмечено также прорастание пыльцевых зерен внутри пыльников закрытого цветка. Эта черта, свойственная облигатным клейстогамам, у *P. algida* сочетается в ряде случаев с редукцией элементов цветка — уменьшением числа тычинок (до одной-двух). Аналогичная картина наблюдалась у растений этого вида с о. Геральд. Такие особенности цветка у других рассматриваемых видов не отмечались; это может свидетельствовать в пользу закрепления клейстогамии у *P. algida*. Важно также подчеркнуть, что клейстогамия в роде *Poa*, по имеющимся данным, встречается крайне редко — до последнего времени известен один такой вид (Weatherwax, 1929), тогда как среди мятликов о. Врангеля (13 видов) закрытое цветение обнаружено у трех видов — *Poa abbreviata*, *P. pseudoabbreviata*, *P. wrangelica*. Они произрастают обычно разреженно, поэтому возможны затруднения для ксеногамии; закрытое цветение в сочетании со свойственной им автогамией содействует успешному опылению.

При клейстогамии у изучавшихся видов происходит удлинение тычиночных нитей, необходимое для вытягивания тычинок в случае хазмогамии, но в ограниченном пространстве закрытого цветка они беспо-



Сезонное развитие злаков на острове Врангеля в 1975 г. (район бухты Сомнительной).

А — феноспектр видов: *1* — *Phippsia algida*, *2* — *Puccinellia tenella*, *3* — *Poa abbreviata*, *4* — *P. pseudoabbreviata*, *5* — *Festuca baffinensis*, *6* — *F. brachyphylla*, *7* — *F. brevissima*, *8* — *F. hyperborea*, *9* — *Poa wrangelica*, *10* — *Deschampsia borealis*, *11* — *D. glauca*, *12* — *Arctagrostis latifolia*. *Б* — ход среднесуточных температур на высоте 20 см. *а* — выход в трубку, *б* — колошение, *в* — цветение, *г* — зерновки незрелые, *д* — зерновки зрелые, *е* — установление снежного покрова.

рядочно скручиваются. Микроспорогенез протекает в основном нормально, ко времени цветения пыльцевые зерна трехклеточные, содержат много крахмала, женская сфера нормально развита и готова к оплодотворению (Левковский, Солнцева, 1979). При относительно благоприятных погодных условиях переопыление популяции протекает легко.

Выработка такой особенности арктических злаков, как клейстогамия, приобретает большое значение в процессе адаптации растений к современным условиям тундровой зоны. Благодаря способности целого ряда видов к закрытому цветению они получают определенную автономию в момент цветения от неблагоприятных воздействий внешней среды. Имеющееся сочетание разных способов опыления — ксеногамии, гейтоногамии, автогамии и криоклейстогамии — способствует успешному прохождению полного цикла сезонного развития большинством видов даже в очень неблагоприятные по погодным условиям годы (см. рисунок). Большинство изученных нами видов злаков регулярно и обильно приносят

Завязывание зерновок у злаков о. Врангеля (бухта Сомнительная) в 1974—1975 гг.

Вид	Местообитание	Дата сбора	Изолированные или свободноцветущие (контрольные) растения	Число генеративных побегов	Среднее число цветков на генеративный побег	Среднее число завязавшихся зерновок на генеративный побег	Степень завязываемости (в % от общего числа цветков)
Arctagrostis latifolia	Разнотравно-злаковая тундра	30 VIII 74	Изолированные	10	200	73.6	36.8
			Контрольные	10	190	60.8	32.0
		25 VIII 75	Изолированные	10	180	46.8	26.0
			Контрольные	10	160	38.4	24.0
Deschampsia borealis	То же	27 VIII 74	Изолированные	32	72	60.6	85.6
			Контрольные	29	77	70.8	92.0
		4 IX 75	Изолированные	31	78	51.4	65.9
			Контрольные	20	90	53.1	59.1
Deschampsia glauca	» »	27 VIII 74	Изолированные	35	64	56.0	77.5
			Контрольные	39	69	65.8	90.4
		4 IX 75	Изолированные	30	75	52.6	70.1
			Контрольные	27	70	45.1	64.4
Poa abbreviata	Галечник в пойме р. Сомнительной	16 VIII 74	Изолированные	15	51	39.9	78.2
			Контрольные	15	58	47.0	87.0
		25 VIII 75	Изолированные	14	49	34.6	70.7
			Контрольные	12	54	39.4	73.0
Poa pseudoabbreviata	То же	16 VIII 74	Изолированные	10	35	24.5	70.0
			Контрольные	10	38	28.5	74.9
		26 VIII 75	Изолированные	8	40	25.6	64.0
			Контрольные	7	36	25.3	70.2
		30 VIII 74	Изолированные	19	59	49.7	84.3
			Контрольные	10	64	55.7	87.1
Poa wrangelica	Злаково-разнотравная тундра	5 IX 75	Изолированные	16	70	64.4	92.1
			Контрольные	21	74	66.6	90.0
Phippsia algida	Приморская луговина	9 VIII 75	Изолированные	53	170	164.4	96.7
			Контрольные	61	150	147.0	98.0
		25 VII 74	Изолированные	40	180	176.8	98.2
			Контрольные	45	200	196.0	98.0
Puccinellia tenella	Песчаный морской берег	13 VIII 74	Изолированные	24	19	18.6	97.9
			Контрольные	25	26	20.3	78.1
		12 VIII 75	Изолированные	30	32	26.9	84.0
			Контрольные	35	24	16.6	69.3
Festuca baffinensis	Злаково-разнотравная тундра	30 VIII 74	Изолированные	37	35	24.9	71.0
			Контрольные	42	38	31.6	83.2
		7 IX 75	Изолированные	41	33	5.4	16.2
			Контрольные	35	34	6.1	17.9
Festuca brachyphylla	То же	30 VIII 74	Изолированные	42	30	23.4	78.9
			Контрольные	45	36	30.4	83.3
		7 IX 75	Изолированные	39	44	7.0	15.9
			Контрольные	46	41	7.8	19.0
Festuca brevissima	Щебнистая разнотравно-злаковая тундра	30 VIII 74	Изолированные	23	19	16.3	86.1
			Контрольные	20	17	15.7	92.6
		7 IX 75	Изолированные	31	13	6.3	48.5
			Контрольные	28	14	7.1	50.7
Festuca hyperborea	То же	30 VIII 74	Изолированные	7	19	14.4	75.8
			Контрольные	6	15	12.0	80.0
		7 IX 75	Изолированные	6	16	9.9	62.0
			Контрольные	9	16	7.8	64.1

зрелые семена (см. таблицу), а отдельные виды — *Poa abbreviata* и *Phippsia algida*, у которых особенно часты случаи криоклейстогамии, в благоприятные годы могут дважды плодоносить.

Дальнейшие исследования безусловно расширят круг видов, способных при неблагоприятных для ксеногамии погодных условиях переходить к закрытому цветению. Криоклейстогамия, вероятнее всего, явление циркумполярное, в настоящее время мы не располагаем сведениями о закрытом цветении в зарубежной Арктике. Анализ ареалов рассматриваемых видов в связи с наличием клейстогамии позволяет сделать вывод, что данная особенность цветения в первую очередь характерна для видов типично арктического происхождения.

Можно допустить мысль о том, что эта адаптивная черта вследствие молодости арктической флоры находится на стадии становления. Изученные случаи клейстогамии надо рассматривать как прогрессирующую адаптацию к экстремальным условиям среды обитания, которая на данном этапе носит факультативный характер.

Таким образом, факультативная криоклейстогамия арктических злаков, являясь реакцией на неблагоприятные условия обитания, обеспечивает регулярное опыление и обильное плодоношение растений в специфических условиях тундровой зоны.

ЛИТЕРАТУРА

Верещагина В. А. (1969). Цитоэмбриология клейстогамного злака *Ceratochloa unioloides* (Willd.) P. B. Вопросы антэкологии. Л. — Гордягин А. Я. (1913). Агростологические заметки. 1. *Diplachne serotina* L. 2. *D. squarrosa* Maximovicz aut Richter. 3. Из наблюдений над клейстогамными злаками. Изв. Николаевск. унив., 4, 3. Саратов. — Гузик М. Б. (1975). К антэкологии *Cleistogenes squrrosa* (Trin.) Keng. Экология опыления, 1. — Лавренко Е. М. (1941). О взаимоотношениях между растениями и средой в степных фитоценозах. Почвоведение, 3. — Левковский В. П., Солнцева М. П. (1979). Экология опыления и эмбриология некоторых мятликов острова Врангеля. Экология опыления, 4. — Левковский В. П., Тихменев Е. А. (1977). Экология опыления некоторых арктических овсяниц (*Festuca* L.). Бот. ж., 62, 1. — Петровский В. В. (1973). Список сосудистых растений острова Врангеля. Бот. ж., 58, 1. — Пономарев А. Н. (1961). Клейстогамия у ковылей. Бот. ж., 46, 9. — Пономарев А. Н. (1964). Цветение и опыление злаков. Уч. зап. Пермск. унив., 114. — Прокудин Ю. Н., Вовк А. Г., Петрова О. А., Ермоленко Е. Д., Верниченко Ю. В. (1977). Злаки Украины. Киев. — Сватков Н. М. (1970). Остров Врангеля. В кн.: Советская Арктика. М. — Солнцева М. П. (1965). К биологии цветения и эмбриологии ковылей. Тр. БИН АН СССР, 3, 17. — Тихменев Е. А. (1976). Антэкология растений острова Врангеля. Бот. ж., 61, 2. — Тихменев Е. А., Левковский В. П. (1973). К антэкологии злаков арктической тундры острова Врангеля. Бот. ж., 58, 10. — Шамурин В. Ф. (1958). О суточном ритме и экологии цветения некоторых арктических растений. Бот. ж., 43, 8. — Шамурин В. Ф. (1966). Сезонный ритм и экология цветения растений тундровых сообществ на севере Якутии. В кн.: Приспособление растений Арктики к условиям среды. М.; Л. — Юрцев Б. А. (1966). Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. Комаровские чтения. XIX. М.; Л. — Brown W. V. (1952). The relation of soil moisture to cleistogamy in *Stipa leucotricha*. Bot. Gaz., 113, 4. — Chase A. (1908). Notes on cleistogamy of grasses. Bot. Gaz., 45. — Hackel E. (1906). Ueber die Kleistogamie der Gräser. Österreich. Bot. Zeitschr., 56, 3—5. — Körnicke Fr. (1885). Die Arten und Varietäten des Getreides. Bonn. — Langer R. H. M., Wilson D. (1965). Environmental control of cleistogamy in prairie grass (*Bromus unioloides* H. B. K.). The new phytologist, 64, 1. — Uphof G. S. Th. (1938). Cleistogamic flowers. Bot. Rev., 4, 1. — Velenovsky J. (1910). Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Teil 3. Prag. — Weatherwax P. (1929). Cleistogamy in *Poa chapmaniana*. Torreya, 29, 5.

Институт биологических проблем
Севера ДВНЦ АН СССР,
Магадан,
Казахский государственный
проектный институт по землеустройству,
Алма-Ата.

Получено 20 XII 1979.

УДК (005) : 581.9 (282.251)

Л. П. Паршутина

ОПЫТ ФЛОРИСТИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ ПОЙМЕННОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ РЕКИ ЧУЛЫМ

L. P. PARSHUTINA. AN ATTEMPT OF FLORISTICAL CLASSIFICATION OF THE FLOOD PLAIN VEGETATION ON CHULYM RIVER

Описан опыт классификации травянистой растительности р. Чулым с использованием теоретических положений флористико-социологического направления. Показан принцип выделения классификационных единиц. Проведено их сравнение с единицами классификации, построенной на доминантной основе. Все разнообразие травянистой растительности поймы сведено к 4 классам, 7 ассоциациям, 13 субассоциациям. Результаты приведены в виде таблиц.

В настоящее время в нашей стране все чаще используются принципы флористической классификации Браун-Бланке (так называемое флористико-социологическое направление — Westhoff, Maarel, 1973). Особенно успешно эти принципы применяются для классификации полидоминантных и сменнодоминантных луговых сообществ (Попова, 1975; Бурцева и др., 1976; Кононов, Миркин, 1976; Кононов, 1978; Миркин, Гареева, 1978, и др.). В цитированных работах авторы следуют не ортодоксальному направлению Браун-Бланке с его строгой формальной дихотомией и догматом о верных видах, а более гибким принципам многосторонней дифференциации растительных сообществ A. Jurko (Jurko, 1973, 1974; Габбасов, Миркин, 1974, 1976), где выделение синтаксонов проводится на основе использования принципа сочетания групп разного диапазона.

Описанная ниже классификация построена именно по принципам, предложенным А. Юрко.

Исходными для нее данными послужили 232 полных геоботанических описания конкретных фитоценозов, представляющих травянистую растительность поймы р. Чулым, — правого притока Оби, на отрезке около 200 км (от истока реки до входа ее в Солгонский кряж). На этом протяжении река пересекает степной, лесостепной и лесной пояса растительности (сумма годовых осадков соответственно равна 250—300, 350—500 и 500—800 мм) Алтае-Саянской горной страны (Куминова, 1976); имеет хорошо выраженную пойменную террасу, по генетическому строению относящуюся к типу затухающих сегментно-гривистых пойм (Миркин, 1968), в основном левобережную, ширина которой резко изменяется вниз по течению от 2—3 до 10 км на отдельных сегментах. Как река со смешанным типом питания Чулым имеет две волны подъема уровней (в апреле и в мае—июне); половодье длится до конца июня—начала июля.

Обработка материала проводилась в два этапа.

На первом этапе при использовании одного из вариантов техники фитоценологических таблиц, предложенного Б. М. Миркиным (Миркин, 1974; Миркин, Розенберг, 1978), было выделено 25 групп видов, выступивших в качестве диагностических блоков (табл. 1).

На основании приведенных в табл. 1 групп было установлено 13 фитоценонов — первичных единиц неопределенного таксономического объема.

На втором этапе, в основу которого легли принципы многосторонней дифференциации растительных сообществ А. Юрко, проводили синтаксономическую оценку первичных единиц, т. е. выделенные фитоценоны сравнивали друг с другом, устанавливали их таксономический ранг, а на основе оценки их общности была построена иерархическая классификация (табл. 2). Ввиду территориальной ограниченности обследованного района объем класса в некоторой степени условен. По этой же при-

ТАБЛИЦА 1

Диагностические видовые блоки травяной растительности поймы р. Чулым

Название группы	Состав	Краткая характеристика
Festuca valesiaca *	*Festuca valesiaca, Koeleria cristata, Cleistogenes squarrosa, Thermopsis lanceolata, Allium odorum, Plantago media* ssp. *stepposa, Stipa capillata, Carex pediformis, Androsace septentrionalis, Artemisia glauca, Pulsatilla patens, Thalictrum petaloideum*	Группа ксерофитов и мезоксерофитов, индицирующая пойменные степи
Thalictrum simplex	*Thalictrum simplex, Elytrigia repens, Trifolium lupinaster, Poa pratensis, Vicia cracca, Sanguisorba officinalis, Galium boreale, Equisetum arvense, Ranunculus polyanthemos, Artemisia laciniata, Hordeum brevisubulatum, Cirsium esculentum*	Группа видов, индицирующая в пойме луга
Trifolium repens	*Trifolium repens, Plantago media*	Группа мезофитов, типичная для луговых пастбищ с выраженными дигрессионными процессами
Carex acuta	*Carex acuta, C. disticha, Phalaroides arundinacea, Lysimachia vulgaris, Ptarmica cartilaginea*	Виды гигрофиты, характерные для местообитаний с переменным режимом увлажнения; выносят длительное затопление. В пойме индицируют травяные болота
Scolochloa festucacea	*Scolochloa festucacea, Phragmites australis, Carex aristata, Galium palustre, Eleocharis mamillata*	Группа гигро- и гидрофитов, индицирующая в пойме прибрежно-водную растительность
Artemisia commutata	*Artemisia commutata, Onobrychis arenaria, Carex duriuscula, Bupleurum scorzonerifolium, Euphrasia officinalis, Aster alpinus, Dianthus versicolor, Potentilla strigosa*	Лугово-степные виды, ксерофиты и мезоксерофиты, область распространения которых в пойме ограничена степями и остепненными лугами
Phleum phleoides	*Phleum phleoides, Oxytropis strobilacea, Aconitum barbatum, Bupleurum multinerve*	Виды мезоксерофиты, индицирующие в пойме остепненные луга
Hieracium umbellatum	*Hieracium umbellatum, Inula britannica, Ranunculus propinquus*	Виды активноаллювиальных местообитаний с переменным режимом увлажнения
Geranium pratense	*Geranium pratense, Bromopsis inermis, Rumex thyrsiflorus, Achillea millefolium, Alopecurus pratensis*	Группа мезофитов остепненных и настоящих лугов; характеризует условия резко переменного водного режима; выносит затопление проточными полыми водами
Agrostis vinealis	*Agrostis vinealis, Achillea asiatica, Taraxacum officinale*	Группа луговых видов, отсекающая в ряду увлажнения заболоченные луга
Puccinellia tenuiflora	*Puccinellia tenuiflora, Juncus gerardii, Glaux maritima, Saussurea amara, Triglochin palustre, T. maritima, Carex diluta*	Типичная группа влажных галофильных лугов, обычно с содовым засолением; выдерживает временные периоды недостаточного увлажнения

Название группы	Состав	Краткая характеристика
Carex enervis	*Carex enervis, Alopecurus arundinaceus*	Виды гигромезофиты влажных солончаковатых местообитаний с выраженными процессами переменного увлажнения
Ligularia sibirica	*Ligularia sibirica, Parnassia palustris, Polygonum viviparum*	Группа видов, индицирующая в пойме заболоченные луга
Filipendula ulmaria	*Filipendula ulmaria, Cnidium dubium*	Гигромезофиты, характеризующие условия резкопеременного увлажнения
Poa palustris	*Poa palustris, Veronica longifolia, Lathyrus palustris*	Лугово-болотные виды — мезогигрофиты, приспособленные к условиям переменного водного режима и длительному переувлажнению почвы
Caltha palustris	*Caltha palustris, Equisetum fluviatile, Sium suave, Galium uliginosum, Comarum palustre, Pedicularis palustris* ssp. *karoi*	Группа гигрофитов, область распространения в пойме которых ограничена сообществами заболоченных лугов и травяных болот
Ranunculus repens	*Ranunculus repens, Rumex aquaticus, Scutellaria galericulata, Myosotis scorpioides*	Группа гигрофитов условий переменного водного режима — длительное затопление и периодическое пересыхание почвы с поверхности
Carex caespitosa	*Carex caespitosa, Calamagrostis neglecta, Carex schmidtii, C. vesicaria*	Сквозная группа видов от заболоченных лугов до прибрежно-водной растительности, индицирующая в пойме наличие процессов заболачивания, выраженных в той или иной степени
Veronica incana	*Veronica incana, Carex supina, Aster altaicus, Gentiana decumbens, Silene repens, Adenophora stenanthina*	Ксерофиты и мезоксерофиты условий слабопеременного водного режима
Anemone sylvestris	*Anemone sylvestris, Libanotis intermedia, Gypsophila altissima, Scutellaria scordiifolia, Draba nemorosa, Crepis praemorsa, Artemisia macrantha, Pedicularis sibirica, Lychnis sibirica*	Группа видов, индицирующая в пойме сообщества остепненных деградированных лугов
Elymus gmelinii	*Elymus gmelinii, Potentilla flagellaris, Fragaria viridis*	Сквозная группа видов, индицирующая в пойме наличие процессов остепнения; ареал ее — от степей до наиболее сухих вариантов настоящих лугов
Galium verum	*Galium verum, Koeleria delavignei*	Сквозная группа мезоксерофитов от степей до заболоченных лугов, индицирующая резкопеременный водный режим
Puccinellia hauptiana	*Puccinellia hauptiana, Plantago maritima, Melilotus dentatus, Taraxacum bessarabicum, Halerpestes ruthenica*	Группа видов, индицирующая в пойме условия, близкие к солончакам

Название группы	Состав	Краткая характеристика
Carex coriophora	*Carex coriophora, Pedicularis resupinata, Ostericum palustre, Trisetum sibiricum, Polygonum bistorta, Saussurea parviflora, Carex panicea, Aconitum septentrionale, Gentiana barbata, Cirsium setosum, Carex karoi, Lathyrus pilosus, Ptarmica impatiens*	Группа видов, типичная в пойме для закустаренных заболоченных лугов.
Alisma plantago-aquatica	*Alisma plantago-aquatica, Eleocharis intersita, Butomus umbellatus, Acorus calamus, Carex appropinquata, Glyceria arundinacea, Stachys palustris, Mentha arvensis*	Группа гигро- и гидрофитов, индицирующая в пойме условия резкопеременного и периодического поверхностного проточного увлажнения

* Названия растений приведены по «Определителю растений юга Красноярского края» (1979).

чине в классификационной иерархии не употреблены ранги «порядок» и «союз», а номенклатура выделенных единиц предварительна.

Кратко охарактеризуем составленную классификацию.

В ее составе четыре класса, первый из которых соответствует степям (класс Festuca valesiaca); второй — лугам (класс Thalictrum simplex); третий — травяным болотам (класс Caltha palustris) и четвертый — прибрежно-водной растительности (класс Scolochloa festucacea). Нетрудно видеть, что в данном случае физиономические и флористические критерии синтаксонов соответствуют друг другу.

В классах Festuca valesiaca, Caltha palustris и Scolochloa festucacea выделено по одной ассоциации; в классе Thalictrum simplex — их четыре. Более подробно остановимся на характеристике последнего класса, а заодно проиллюстрируем применение при классификации принципов многосторонней дифференциации А. Юрко.

Сообщества класса Thalictrum simplex как наиболее широко представленные в пойме дифференцировались на 4 ассоциации, три из которых (Thalictrum simplex+Artemisia commutata, Thalictrum simplex и Thalictrum simplex+Caltha palustris) отражают различия в условиях водного режима, а четвертая (Thalictrum simplex+Puccinellia tenuiflora) — степень засоления почв.

Из табл. 2 видно, что критериями выделения ассоциации Thalictrum simplex+Artemisia commutata (соответствует остепненным лугам в понимании А. П. Шенникова, 1941) как верхней ступени лугового ряда увлажнения являются как присутствие в ее фитоценозах групп видов Artemisia commutata и Phleum phleoides, так и отсутствие видов диагностических блоков Carex enervis и Filipendula ulmaria (последняя группа в сообществах ассоциации дает такое понижение постоянства, что при диагнозе мы ее игнорируем).

Ассоциация Thalictrum simplex (настоящие луга в понимании А. П. Шенникова, 1941) является центральной в классе. Основными диагностическими признаками при ее выделении послужили как отсутствие в ее фитоценозах групп Artemisia commutata и Phleum phleoides, отделяющих данную ассоциацию от остепненных лугов и группы Puccinellia tenuiflora, отграничивающей ее от ассоциации Thalictrum simplex+Puccinellia tenuiflora, так и наличие в рамках ассоциации пределов распространения диагностических групп Carex enervis, Filipendula ulmaria и Geranium pratense (см. табл. 2), индицирующих ее границы с соседними синтаксонами.

ТАБЛИЦА 2

Классификация травяной растительности поймы р. Чулым

Диагностические группы и число видов в них		Классы												
		Festuca valesiaca	Thalictrum simplex								Caltha palustris			Scolochloa festucacea
		ассоциации												
		Festuca valesiaca	Thalictrum simplex + Artemisia commutata		Thalictrum simplex			Thalictrum simplex + Puccinellia tenuiflora		Thalictrum simplex + Caltha palustris		Carex acuta		Scolochloa festucacea
		субассоциации												
		typica	Anemone sylvestris	typica	Elymus gmelinii	typica	Poa palustris	Filipendula ulmaria	typica	Carex coriophora	typica	Alisma plantago-aquatica	typica	typica
Для различения классов	Festuca valesiaca, 12	×××××××												
	Thalictrum simplex, 12	× × × *	×××	××	×××	××	×××	×××	××	×××	×××	× ×		
	Trifolium repens, 2	× × ×	×××	××	×××	××	×××	×××	×	× ×	× ×			
	Carex acuta, 5											××××	××	
	Scolochloa festucacea, 5													××××
Для различения ассоциаций	Artemisia commutata, 8	×××××××	×××	××										
	Phleum phleoides, 4		×××	××										
	Hieracium umbellatum, 3			××	×××	××	×××			×××	×××			
	Geranium pratense, 5	× × ×	×××	××	×××	××	×××							
	Agrostis vinealis, 3	× × ×	×××	××	×××	××	××××	×××	××					
	Puccinellia tenuiflora, 7							×××	××					
	Carex enervis, 2				×××	××	×××	×××	××	×××	×××			××××
	Ligularia sibirica, 3									×××	×××			
	Filipendula ulmaria, 2		× ×	×	×××	××	×××	×××		×××	×××	××××	××	
	Poa palustris, 3						×××			×××	×××	××××	××	
	Caltha palustris, 6									×××	×××	××××	××	
	Ranunculus repens, 4						×××			×××	×××	××××		
	Carex caespitosa, 4									×××	×××	××××	××	××××
Для различения субассоциаций	Veronica incana, 6	×××××××		××										
	Anemone sylvestris, 9		×××											
	Elymus gmelinii, 3	×××××××	×××	××	×××									
	Galium verum, 2	×××××××	×××	××	×××	××	×××	×××		×××				
	Puccinellia hauptiana, 5								××					
	Carex coriophora, 13									×××				
	Alisma plantago-aquatica, 8											××××		

* Разрежение крестиков показывает резкое падение класса постоянства диагностический группы в синтаксоне.

Диагноз ассоциации Thalictrum simplex+Puccinellia tenuiflora (влажные галофильные луга) осуществляется в первую очередь по наличию в ее сообществах диагностической группы Puccinellia tenuiflora, виды которой характерны для засоленных и увлажненных местообитаний. Кроме того, в ряду увлажнения от настоящих лугов ассоциацию отделяет отсутствие в ее фитоценозах группы видов Geranium pratense, а от болотистых — групп видов Ligularia sibirica, Poa palustris, Caltha palustris, Ranunculus repens, Carex caespitosa. Также в пределах ассоциации наблюдается дизъюнкция ареала группы Hieracium umbellatum (см. табл. 2).

Ассоциация Thalictrum simplex+Caltha palustris, представляющая сообщества нижней ступени лугового ряда увлажнения, где перекрываются амплитуды мезофитов и гигрофитов, соответствует болотистым лугам в понимании А. П. Шенникова. Диагноз ее осуществляется как по наличию диагностических групп Hieracium umbellatum, Ligularia sibirica, Poa palustris, Caltha palustris, Ranunculus repens, Carex caespitosa, так и по отсутствию в ее фитоценозах групп видов Agrostis vinealis и Puccinellia tenuiflora.

Аналогично в пределах каждой ассоциации производится выделение субассоциаций, отражающих локально-экологические связи сообществ внутри одной ассоциации.

Выделенные нами синтаксоны существенно отличаются от традиционных единиц доминантных классификаций — ассоциаций и формаций. Не имея возможности рассмотреть соотношения всех единиц доминантной классификации с единицами классификации, построенной на флористической основе, мы покажем лишь связь выделенных нами синтаксонов с традиционной доминантной единицей — формацией, что, кроме того, прояснит и некоторые физиономические особенности ассоциаций и субассоциаций нашей классификации (табл. 3).

Из табл. 3 видно, что есть формации стенотопного характера, приуроченные к одной из единиц классификации, например, типчаковая (Festuca valesiaca), тростянковая (Scolochloa festucacea), тростниковая (Phragmites australis). Основная же часть формаций носит эвритопный характер, поэтому в связи со своей экологической аморфностью они разбиваются на ряд субассоциаций и ассоциаций, а иногда попадают и в разные классы растительности. Наиболее ярким примером является распад пырейной (Elytrigia repens) формации, сообщества которой попадают в рамки четырех субассоциаций и трех ассоциаций, что по аналогии с единицами доминантной классификации соответствует остепненным, настоящим и влажным галофильным лугам.

Еще более сложно обстоит дело с незамечаемовейниковой (Calamagrostis neglecta), остроосоковой (Carex acuta) и дернистоосоковой (Carex caespitosa) формациями, фитоценозы которых попадают в два разных класса, а фитоценозы среднеосоковой (Carex disticha) формации — даже в три разных класса растительности, что соответствует болотистым лугам, травяным болотам и прибрежно-водной растительности.

Говоря о флористических критериях при классификации пойменной растительности р. Чулым, нам хочется еще раз подчеркнуть основные достоинства этого подхода.

Во-первых, он позволяет рассматривать в рамках одних принципов классификации травянистой и древесной растительности.

Во-вторых, сами классификации являются экологичными, с малым количеством единиц в отличие от классификаций, построенных на доминантной основе.

В-третьих, что особенно важно при работе с полидоминантной и сменнодоминантной растительностью, выделенные классификационные синтаксоны устойчивы во времени.

ТАБЛИЦА 3. *Сравнение единиц классификаций, построенных на доминантной основе и с использованием флористических критериев*

Формация	Классы													Итого
	Festuca valesiaca	Thalictrum simplex									Caltha palustris		Scolochloa festucacea	
	ассоциации													
	Festuca valesiaca	Thalictrum simplex + Artemisia commutata		Thalictrum simplex			Thalictrum simplex + Puccinellia tenuiflora		Thalictrum simplex + Caltha palustris		Carex acuta		Scolochloa festucacea	
	субассоциации													
	typica	Anemone sylvestris	typica	Elymus gmelinii	typica	Poa palustris	Filipendula ulmaria	typica	Carex coriophora	typica	Alisma plantago-aquatica	typica	typica	
Типчаковая (Festuca valesiaca)	13													13
Красноовсяницевая (Festuca rubra)		10		2			1							13
Костровая (Bromopsis inermis)		1												1
Виноградниковополевицевая(Agrostis vinealis)			5	15		2								22
Пырейная (Elytrigia repens)			1		2	1	7							11
Белополевицевая (Agrostis gigantea)				3	14	8		1						26
Луговоовсяницевая (Festuca pratensis)					3	2								5
Луговомятликовая (Poa pratensis)					3	1								4
Тимофеечная (Phleum phleoides)					2									2
Луговолисохвостная (Alopecurus pratensis)					2									2
Злаковая полидоминантная			4	8	9	2								23
Разнотравно-злаковая полидоминантная					8	1								9
Короткоостистоячменевая (Hordeum brevisubulatum)					2	1		6						9
Осоково-разнотравная										1				1
Злаково-разнотравная								1						1
Бескильницевая (Puccinellia tenuiflora)								2						2
Обыкновенноополевицевая (Agrostis tenuis)							3	1						4
Безжилковоосоковая (Carex enervis)								1	1	3				5
Щучковая (Deschampsia caespitosa)										1				1
Незамечаемовейниковая (Calamagrostis neglecta)									2	1			3	6
Осоковая (Carex schmidtii)									1	2				3
Среднеосоковая (Carex disticha)										2		4	1	7
Острoосоковая (Carex acuta)									1	2	11	1		15
Хвощовая (Equisetum fluviatile)											1			1
Дернистоосоковая (Carex caespitosa)									8	24	1	6		39
Канареечниковая (Phalaroides arundinacea)											1			1
Тростянковая (Scolochloa festucacea)													5	5
Тростниковая (Phragmites australis)													1	1
Итого	13	11	10	28	45	18	11	12	13	36	14	11	10	232

П р и м е ч а н и е. Цифрами указано число описаний.

В-четвертых, классификация, построенная на эколого-флористических принципах, является прекрасной основой хозяйственной типологии, также отличающейся малым количеством единиц (для травянистой растительности поймы р. Чулым нами было выделено 14 хозяйственных типов).

ЛИТЕРАТУРА

Бурцева Е. И., Гоголева П. А., Кононов К. Е., Миркин Б. М., Миронова С. И. (1976). Опыт обработки описаний травяной растительности Средней Лены с использованием сводных списков по методике Элленберга (модификация Б. М. Миркина). В кн.: Теоретические и методические вопросы изучения лугов Центральной Якутии. Якутск. — Габбасов К. К., Миркин Б. М. (1974). *Рец.* Jurko A. (1973). Multilaterale Differenziation als Gliederungsprinzip der Pflanzengesellschaften. Preslia. Praha. Бот. ж., 59, 8. — Габбасов К. К., Миркин Б. М. (1976). *Рец.* A. Jurko (1974). Prodromus der Cynosurion-Gesellschaften in den Westkarpaten. Folia geobotanica et phytotaxonomica. Praha. Бот. ж., 61, 12. — Кононов К. Е. (1978). Классификация травяной растительности поймы Средней Лены. В кн.: Экология и ценология лугов Центральной Якутии. Якутск. — Кононов К. Е., Миркин Б. М. (1976). Классификация и динамика растительности Средней Лены. В кн.: Теоретические и методические вопросы изучения лугов Центральной Якутии. Якутск. — Куминова А. В. (1976). Основные черты и закономерности растительного покрова. В кн.: Растительный покров Хакасии. Новосибирск. — Миркин Б. М. (1968). Факторы, условия, закономерности развития и краткая характеристика ландшафтов пойм Башкирии. В кн.: Растительность пойм Башкирии. Уфа. — Миркин Б. М. (1974). Закономерности развития растительности речных пойм. М. — Миркин Б. М., Гареева Л. М. (1978). О флористическом понимании лугового типа растительности. Бюл. МОИП, отд. биол., 83, 6. — Миркин Б. М., Розенберг Г. С. (1978). Фитоценология. Принципы и методы. М. — Определитель растений юга Красноярского края. (1979). Новосибирск. — Попова Т. В. (1975). Об особенностях лугов Горного Урала. В кн.: Повышение продуктивности сенокосов и пастбищ. Уфа. — Шенников А. П. (1941). Луговедение. Л. — Jurko A. (1973). Multilaterale Differenziation als Gliederungsprinzip der Pflanzengesellschaften. Preslia. Praha. — Jurko A. (1974). Prodromus der Cynosurion-Gesellschaften in den Westkarpaten. Folia geobotanica et phytotaxonomica. Praha. — Westhoff V., Maarel E. van der. (1973). The Braun-Blanquet approach. In: Handbook of vegetation science, 5. Ordination and classification of communities. The Hague.

Центральный Сибирский
ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 11 IV 1979.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.29 (47+57)

Т. В. Макрый

НОВИНКИ ДЛЯ ЛИХЕНОФЛОРЫ СССР

T. V. MAKRYI. NEW SPECIES OF LICHEN FLORA OF THE USSR

Сообщается о четырех новых для флоры СССР видах лишайников из Прибайкалья, принадлежащих к родам *Parmelia* и *Solorinella*. Род *Solorinella* указывается для Азии и СССР впервые. Приводятся описания видов, их экология и распространение.

Лихенофлора Прибайкалья исследована довольно слабо (Еленкин, 1903; Рассадина, 1936, 1950; Будаева, Глуздаков, 1975; Будаева, 1976а, б). Поэтому неудивительно, что при изучении флоры лишайников Байкальского хребта мы обнаружили целый ряд интересных в географическом отношении видов, в том числе четыре новых для Советского Союза. Три из них относятся к широко распространенному и довольно хорошо изученному роду *Parmelia*, а один — к роду *Solorinella*, ранее в пределах СССР и на Азиатском континенте неизвестному.

Байкальский хребет простирается в меридиональном направлении почти на 300 км, обрамляя с северо-запада Байкальскую впадину. Все четыре вида лишайников собраны нами летом 1978—1979 гг. на восточном, обращенном к Байкалу склоне хребта: три — в южной его части (на мысах Рытый, Шартлай, Покойники), а один — в северной (с. Байкальское).

Восточный склон хребта и северо-западное побережье Байкала, где сделаны находки, один из районов, характеризующихся минимальным для Прибайкалья количеством осадков — 200—400 мм в год. В то же время здесь наиболее заметно сглаживающее и увлажняющее влияние акватории Байкала. Такое своеобразие климата, а также сильно расчлененный горный рельеф определяют разнообразие экологических условий, что сказывается на характере растительности и флоры района.

Два лишайника *Solorinella asteriscus* Anzi и *Parmelia ruderata* Vain. собраны в каменистых разнотравных степях, широко распространенных в южной части хребта. *Solorinella asteriscus* — эпигейный лишайник, обнаружен на известковых почвах вместе с другими характерными кальцефильными видами: *Psora decipiens* (Ehrh.) Ach., *Toninia coeruleonigricans* (Lightf.) Th. Fr., *T. tristis* Th. Fr., *Squamarina lentigera* (Web.) Poelt, *Fulgensia fulgens* (Sw.) Elenk. *Parmelia ruderata* встречена в скальных и степных растительных сообществах на *Selaginella rupestris* (L.) Spring., что на первый взгляд может показаться странным, поскольку в океанических районах этот лишайник известен как стволовой эпифит. Однако в подобных степных сообществах в исследуемом районе мы отметили несколько эпифитных лишайников: *Cetraria juniperina* (L.) Ach., *Parmelia caperata* (L.) Ach. и *P. ulophyllodes* (Vain.) Savicz, которые также поселяются на *Selaginella rupestris* и не найдены на стволах деревьев.

Два других вида лишайников не связаны в своем распространении на Байкальском хребте со степными сообществами. *Parmelia predisjuncta* Essl. встречена в южной части хребта в различных растительных сообществах на каменистом субстрате. *Parmelia olivaceoides* Krog обнаружена всего

лишь один раз в с. Байкальском, причем не в естественных растительных сообществах, а на старых деревянных строениях, где растет небольшими слоевищами 1—1.5 см в диаметре, лишенными апотециев, в виде незначительной примеси к *Parmelia olivacea* (L.) Ach. em. Nyl. и *P. exasperatula* Nyl. Это может в какой-то мере указывать на заносный характер и слабую конкурентоспособность вида по сравнению с широко распространенными, обычными для данного района.

Приводим описания видов. Образцы лишайников хранятся в Гербарии им. М. Г. Попова Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР (г. Новосибирск).

1. *Parmelia olivaceoides* Krog, Macrolichens of Alaska, 1968 : 109.

Слоевище розетковидное, тонкое, довольно плотно прикрепленное к субстрату или по краям приподнимающееся, 1—5 (8) см в диам. Лопасти 1—4 (6) мм шир., 60—100 мкм толщ., более или менее плоские, короткие, округлые, соприкасающиеся или налегающие друг на друга краями. Верхняя поверхность оливково-бурая до темно-красновато-бурой, гладкая или слегка ямчатая, матовая до блестящей, без псевдоцифелл, но с зернистыми соредиозными изидиями или изидиозными соредиями. (Единого мнения, как их называть, среди ученых нет). Нижняя поверхность от светло- до темно-бурой, гладкая до ясно морщинистой, матовая или по краям лопастей блестящая, с немногочисленными ризинами до 0.5 мм дл., окрашенными одинаково с нижней поверхностью. Изидии рассеяны по всей верхней поверхности слоевища, сливаясь в его центральной части, бурые до темно-бурых, легко обламываются или стираются, обнажая сердцевину, и тогда кажутся беловатыми. Апотеции встречаются редко, сидячие, диск плоский, 0,6 мм в диам., край изидиозный, гимений 52 мкм выс., субгимений 57 мкм выс., споры по 8 в сумке, овальные, яйцевидные или эллипсоидные, 9—11.5×4—5 мкм. Пикнидии неизвестны. Кора от K, HNO_3 и сердцевина от K, C, KC, CK не изменяются в окраске, от Pd сердцевина становится оранжево-красной или не изменяется. Содержит фумарпротецетраровую (Krog, 1968) и протоцетраровую кислоты, или иногда лишайниковые вещества отсутствуют (Esslinger, 1977).

Собранные нами образцы апотецеев не имеют, с Pd дают положительную реакцию

С. Байкальское, на старом деревянном заборе вместе с *Parmelia olivacea* и *P. exasperatula*, 21 VIII 1978.

Общее распространение: Северная Америка (США: Аляска; Канада: Юкон, Альберта) и южная часть Южной Америки (Krog, 1968; Esslinger, 1977). Встречается на стволах деревьев, на древесине и редко на камнях.

2. *Parmelia predisjuncta* Essl., Journ, Hattori Bot. Lab., 42, 1977 : 50.

Слоевище неправильно розетковидное или образующее подушки, 2—6 см в диам. Лопасти 0.4—0.8 (1) мм шир., 70—120 мкм толщ., более или менее плоские, линейные, неправильно черепитчато налегающие друг на друга или перепутанные. Верхняя поверхность оливково-бурая до темно-бурой, гладкая до слабоямчатой, блестящая или несколько матовая, особенно у более старых частей слоевища, без соредиев и изидиев, но с псевдоцифеллами; псевдоцифеллы черные, немногочисленные до многочисленных, околокраевые или иногда поверхностные, беспорядочные. Нижняя поверхность черная, по краям более светлая, гладкая или слабо морщинистая, матовая, умеренно покрытая ризинами; ризины простые, черные, до 0.8 мм длиной. Апотеции обычны, сидячие или на коротких ножках, диск вначале вогнутый, затем плоский или выпуклый, до 4 мм в диам., край слабо-морщинистый, с псевдоцифеллами, гимений 51—57 мкм выс., субгимений 83—100 мкм выс., споры по 8 в сумке, эллипсоидные или яйцевидные, 9—12×5—7 мкм. Пикнидии обычны, пикноконидии 4.5—7×1 мкм. Кора от K, HNO_3 и сердцевина от K, C, KC, CK и

Pd не изменяются в окраске. Содержит перлатоловую и стеноспоровую кислоты (Esslinger, 1977).

Собранные нами образцы апотециев не имеют.

Мыс Покойники, правобережье ручья, северо-восточный склон, скала, на камне, 20 VI 1978; там же, конус выноса, лиственничник разнотравный, на валуне, 19 VI 1978; мыс Шартлай, правый берег ручья, терраса, каменистая разнотравная степь, на камне, 12 VII 1978; мыс Рытый, правобережье ручья, восточный склон, каменная россыпь, на камне, 26 VI 1978.

Общее распространение: Япония (Esslinger, 1977). В горах на камнях.

3. *Parmelia ruderata* Vain.

Слоевище розетковидное или неопределенной формы, плотно прикрепленное к субстрату. Лопасти 0.3—0.8 см шир., слаборассеченные, соприкасающиеся, или налегающие друг на друга краями, края округлые, выемчато-лопастные, часто с чешуйчатыми изидиями. Верхняя поверхность от светло- до темно-серой, несколько волнистая, с точковидными псевдоцифеллами и изидиями. Нижняя — светло-коричневая, по краям светлее, с многочисленными, простыми, длинными, белыми, серыми или местами бурыми ризинами, не доходящими до краев. Изидии по краям одиночные, в центре сливающиеся, от чешуевидных до крупных коралловидных или неправильно дланевидно-рассеченных, всегда сплюснутые, плоские, по краю с более темной каймой или черными верхушками. Апотеции и пикнидии не развиты. Кора от K желтеет, от Pd желтеет или не изменяется в окраске, от C не окрашивается, от KC розовеет; сердцевина от K не изменяется в окраске, от Pd становится оранжево-коричневой или не изменяется, от C и KC ярко краснеет.

Приведенное описание дополняет диагноз этого вида, помещенный в «Определителе лишайников СССР» (Рассадина, 1971). Наши образцы характеризуются положительной реакцией с Pd.

Мыс Покойники, правобережье ручья, северо-восточный склон, скала, щебнистый уступ, на отмирающих мхах *Abietinella abietina* (Turn.) Fleisch., *Hedwwigia ciliata* (Hedw.) Ehrh. ex P. Beauv. и на лишайниках, 20 VI 1978; мыс Рытый, конус выноса горного ручья, каменистая разнотравная степь, на *Selaginella rupestris*, вдоль берега Байкала, 25 VI 1978; там же, правобережье ручья, восточный склон, каменистая разнотравная степь, на *S. rupestris*, 26 VI 1978; селягинеллевые группировки на скалах, на *S. rupestris*, 26 VI 1978.

Общее распространение: Азия (Япония, Китай) и Мадагаскар. Встречается на древесном субстрате. Редкий вид (Рассадина, 1971).

4. *Solorinella asteriscus* Anzi.

Solorinella Anzi — монотипный род, представленный единственным видом *S. asteriscus*. До недавнего времени этот род относили к семейству *Peltigeraceae*, но за последние годы систематическое положение его пересматривалось дважды. Сначала он был включен в сем. *Gyalectaceae* (Poelt, Vězda, 1969), а по новой классификации (Poelt, 1973) входит в сем. *Asterothyriaceae*.

Собранный нами образец *S. asteriscus* в основном соответствует описанию, помещенному в «Определителе лишайников СССР» (Савич, 1975). Приводим дополнения и уточнения, касающиеся нашего материала.

Слоевищные чешуйки до 2.5 мм в диам., с 4—12 лучеобразными выростами. Слоевище лишайника содержит сине-зеленые водоросли, относящиеся к четырем родам: *Nostoc*, *Gleocapsa*, *Scytonema*, *Plectonema*.[1] Эти водоросли равномерно расположены в сердцевинной ткани в виде небольших шарообразных скоплений или рассеянно, образуя как бы второй

[1] Выражаю искреннюю благодарность младшему научному сотруднику БИН АН СССР Н. В. Сдобниковой за определение водорослей.

(фрагментарный) водорослевый слой. Апотеции 1—2 мм в диам., красновато- или темно-бурые, почти черные, чашевидно вогнутые до плоских. Эпитеций 5.5—8 мкм, гимениальный слой 50—70 (90) мкс выс., сумки (35) 40—50 (70)×10—12 (14) мкм, цилиндрические или булавовидные (редко мешковидные). Споры двуклеточные (7) 9—12×3—4 мкм по 32 в сумке. (По данным Геппа, приведенными в «Определителе лишайников СССР», количество спор в сумке достигает 250).

Мыс Рытый, конус выноса горного ручья, 450 м над ур. м., каменистая разнотравно-осоковая степь, на почве, обогащенной известью, приносимой водами ручья, в 150—200 м от берега Байкала, 25 VI 1978; 11 VII 1979.

Общее распространение: горные районы южной и средней Европы с единичной находкой в южной Норвегии (Савич, 1975).

Местонахождение на Байкальском хребте более чем на 6000 км удалено от основного ареала.

Все приведенные виды тяготеют в своем распространении к районам с океаническим климатом. Произрастание их на северо-западном побережье Байкала в непосредственной близости от береговой линии, по-видимому, связано с повышенной влажностью воздуха в этом районе благодаря постоянным туманам с Байкала, что придает климату океанические черты.

ЛИТЕРАТУРА

Будаева С. Э. (1976а). Закономерности распределения лишайников Баргузинского заповедника (Бурятская АССР). Бот. ж., 61, 3. — Будаева С. Э. (1976б). К флоре лишайников Баргузинского заповедника. Сем. *Peltigeraceae.* Нов. сист. низш. раст., 13. — Будаева С. Э., Глуздаков С. И. (1975). Новые находки лишайников в Забайкалье. Изв. СО АН СССР, сер. биол., 15, 3. — Еленкин А. А. (1903). О замещающих видах. Изв. имп. СПБ. бот. сада, 3, 1—2. — Рассадина К. А. (1936). Лихенологический очерк Байкальских берегов. Тр. БИН АН СССР, сер. 2, 3. — Рассадина К. А. (1950). Дополнительный список лишайников побережий Байкала. Тр. БИН АН СССР, сер. 2, 6. — Рассадина К. А. (1971). Сем. *Parmeliaceae.* В кн.: Определитель лишайников СССР, 1, Л. — Савич В. П. (1975). Род *Solorinella.* В кн.: Определитель лишайников СССР, 3. Л. — Esslinger T. L. (1977). A chemosystematic revision of the brown *Parmeliae.* J. Hattori Bot. Lab., 42. — Krog H. (1968). The macrolichens of Alaska. Oslo. — Poelt J. (1973). Classification. In: The Lichens. A. P., N. Y., London. — Poelt J., Vězda A. (1969). Über Bau und systematische Stellung der Flechtengattung *Solorinella.* Flora, 158.

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР, Новосибирск.

Получено 27 XII 1979.

УДК 581.9 (575.41/.43)

В. П. Бочанцев, Т. Г. Горелова, Р. В. Камелин

НОВИНКИ БАДХЫЗСКОЙ ФЛОРЫ. III

V. P. BOTSCHANTZEV, T. G. GORELOVA, R. V. KAMELIN. NEW RECORDS OF THE BADGHYS FLORA. III

Сообщается о находке в Бадхызе (Туркмения) новых для СССР рода *Gymnarrhena* (*G. micrantha*) и вида *Halothamnus moquinianus.* Даны новые комбинации для двух видов.

1. *Gymnarrhena micrantha* Desf. (*Asteraceae*). В мае 1979 г. в Бадхызе, в котловине оз. Еройландуз по краю солончака близ подножья сопки на южном берегу соленого озера одним из авторов было собрано замечательное растение из семейства сложноцветных, оказавшееся представителем нового для флоры СССР рода *Gymnarrhena* Desf.

Gymnarrhena micrantha Desf. 1818, Mém. Mus. Hist. Nat. Paris, 4 : 1, tab. 1; Boiss. 1875, Fl. Or., 3 : 240. — *Frankia schimperi* Steud. 1836,

in Schimper, Pl. arab. exs.: N° 899, cum icono; idem, 1836, Vorgetrag. Versamml. Aertzl. Vereins Esslingen, 6, 50 : 394. — *Gymnarrhena balansae* Coss. et Dur. ex Coss. et Kralik, 1857, Bull. Soc. Bot. Fr., 4 : 180. — *Cryptadia eupratensis* Chesney, 1868; Narrat. Euphrat. : 441, tab. 95 — гимнарена мелкоцветковая.

Обычно бесстебельное (очень редко со стеблем до 5 см выс.) однолетнее растение. Листья в прикорневой розетке, продолговато-ланцетные, к верхушке оттянутые, голые. Корзинки почти прикорневые, скученные, около 1.5—2 см шир. Листочки общей обертки многочисленные, дуговидные, плотно сомкнутые, кожистые, острые, с крепкой средней жилкой, продолженной в небольшое острие. Цветоложе длиннощетинистое. Цветки разнополые; пестичные в нескольких рядах, трубчатые с трехраздельным отгибом и паппусом из шероховатых щетинок, скрытые в листочках частной обертки; тычиночные в центре корзинки — воронковидные, с четырехраздельным отгибом, без листочков частной обертки, с однорядным паппусом из бородатых щетинок. Пыльники коротко-стреловидно-хвостатые. Столбик пестичных цветков двураздельный. Семянки пестичных цветков опушенные.

Т и п: Africa borealis (P).

Документально подтвержденные участки ареала этого вида следующие: Алжир (Северная Сахара между городами Лагуат, Бискра и Гардайя, где растение очень обычно, и северные участки Центральной Сахары: районы городов Гардайя и Уаргла и южнее, где растение быстро становится все более редким к югу), Тунис (Северная Сахара, редко), Ливия (высокие плато, редко), Египет (средиземноморское побережье между городами Мерса-Матрух и Александрия, северная часть Аравийской пустыни восточнее Нила, пустынное плато Эль-Тих и предгорья гор Синая), Израиль (Иудейская пустыня и район Мертвого моря), Иордания (район Иерусалима и западный берег р. Иордан), Сирия (близ Дамаска и, вероятно, вся Сирийская пустыня), Ирак (Ассирия и Месопотамия), Иран (западные и южные районы пустыни Даште-Кевир и Сеистан), Афганистан (юго-западные пустыни), Пакистан (Белуджистан от форта Сандеман до Хоздара). Э. Блэттер приводит этот вид для Испании, но документальных подтверждений этому нет, а новейшие «Флоры» Испании не содержат этого вида.

Единственное пока местонахождение в СССР: Бадхыз, котловина оз. Еройландуз, на южном берегу озера, край солончака у подножья сопки Геодезическая (Горелова, 4 V 1979, LE, 2 листа). Местонахождение в СССР — одно из самых северных (35°40′ с. ш.). Примерно на той же широте растение было собрано также в Северном Иране в районе г. Верамин южнее Тегерана на северо-западной окраине пустыни Даште-Кевир. Ближайшее к бадхызскому местонахождение пока известно в 300 км на юг, из окрестностей городка Джиджа в Западном Афганистане. Самые южные точки ареала находятся примерно на 27°30′ с. ш. в Алжирской Сахаре и в Белуджистане.

Таким образом, более точно ареал вида может быть определен как афро-азиатско-пустынный (пустынно-древнесредиземноморский), с иррадиациями в Сахаро—Синдский регион. Монотипный род *Gymnarrhena* принадлежит к трибе *Inuleae* сем. *Asteraceae*, а еще точнее к подтрибе *Filagininae*. Единственный его представитель трижды описывался из разных участков ареала как особый род, однако, несмотря на некоторую изменчивость по огромному ареалу, выделение даже самостоятельных рас в разных участках ареала невозможно. Можно лишь отметить, что североафриканские экземпляры обычно более узколистные. Нахождение в Бадхызе *G. micrantha*, таким образом, показатель значительной роли южных пустынных элементов во флоре Южного Турана.

2. **Halothamnus moquinianus (Jaub. et Spach) Botsch. comb. nov.** — *Salsola moquiniana* Jaub. et Spach, 1845, Ill. Pl. Or. 2 : 52, tab. 137. — *S. auricula* Moq. 1840, Chenop. Monogr. Enumer, : 135, p. p. — *Caroxy-*

lon auricula (Moq.) Moq. 1849, in DC. Prodr. 13,2 : 172, p. p. — *C. acutifolium* (Moq.) Moq. 1849, l. c.: 173, p. p. — *Aellenia auricula* (Moq.) Ulbr. 1934, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam. 2 Aufl., 16c : 567, p. p. — *Ae. auricula* var. *acutifolia* (Moq.) Ulbr. 1934, l. c. : 567, p. p.

Т и п: Inter Persiae urbis Teheran et Ispahan, fr. Olivier et Bruguière (P, G).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Иран, Афганистан, СССР (Туркмения).

Род *Halothamnus* Jaub. et Spach был описан в 1845 г. с единственным видом *H. bottae* Jaub. et Spach, найденным в Аравии. В дальнейшем род был присоединен к роду *Salsola* L., синонимом которого числился до настоящего времени.

В 1934 г. из рода *Salsola* был выделен род *Aellenia* Ulbr. с двумя видами: *Ae. auricula* (Moq.) Ulbr. и *Ae. lancifolia* (Boiss.) Ulbr. Впоследствии к нему были присоединены еще несколько видов из рода *Salsola*.

Исследуя род *Salsola* и близкие к нему роды, обращаешь внимание на то, что между родом *Holothamnus* и родом *Aellenia* очень много общего. В частности, их околоцветник ко времени плодоношения под крыльями разрастается и костенеет, образуя плоскую площадку прикрепления с пятью углублениями, окруженную костенистым валиком, а рыльца у них плоские и обычно на верхушке зубчатые. Именно эти признаки явились основанием для выделения рода *Aellenia* из рода *Salsola* и надежно их отличают друг от друга. Поэтому в соответствии с правилом приоритета род следует называть более ранним именем — *Halothamnus*, а *Aellenia* считать его синонимом.

Salsola moquiniana с давних пор значилась среди синонимов *Aellenia auricula*. Однако они прекрасно различаются. *У S. moquiniana* все листья полустеблеобъемлющие, с ушками у основания, а у *Ae. auricula* нижние стеблевые листья полустеблеобъемлющие, низбегающие, без ушек. В силу этих причин необходимо рассматривать *S. moquiniana* как особый вид в роде *Halothamnus*, где наряду с другими видами будет числиться теперь и *Ae. auricula*.

Halothamnus auriculus (Moq.) Botsch. comb. nov. — *Salsola auricula* Moq. 1834, in Bélanger, Voy. Ind. Or. Bot.: tab. sine numero, sine descr. — *S. decurreus* Jaub. et Spach, 1845, Ill. Pl. Or. 2 : 53, tab. 138. — *Caroxylon auricula* (Moq.) Moq. 1849, in DC. Prodr. 13, 2 : 172, p. p. — *Aellenia auricula* (Moq.) Ulbr. 1934, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam. 2 Aufl., 16c : 567, p. p.

И к о н о т и п: Bélanger, 1834, Voy. Ind. Or. Bot.: tab. sine numero.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Иран, Афганистан, СССР (Туркмения, Таджикистан, Узбекистан).

Гербарные образцы *H. moquinianus* давно известны из Ирана, Афганистана, а недавно этот вид был впервые обнаружен в СССР: Туркмения, Бадхыз, окрестности оз. Еройландуз, мелкоземисто-щебнистые склоны андезитовых останцов, 29 IV 1977, n° 11, цв. Бочанцев (LE).

В Бадхызе зачастую встречается и *H. auriculus*, но главным образом на выходах пестроцветных гипсоносных пород.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Бадхызский заповедник.

Получено 21 IV 1980.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941:002.018 : 581.524.4

Heinz Ellenberg. Vegetation Mitteleuropas mit Alpen in ökologischer Sicht. 2 völlig bearb. Auflage. Stuttgart: Ulmer, 1978, 982 S., 499 Abb., 130 Tab., 140 Dm. (Г. Элленберг. Растительность Средней Европы с Альпами с экологической точки зрения. 1978)

T. A. RABOTNOV. (*A REVIEW*)

Автор рецензируемой книги — Г. Элленберг — один из самых выдающихся геоботаников и экологов современности, поэтому есть смысл привести сведения, относящиеся к его биографии. Он родился в 1913 г. Специальное образование получил в Монпелье, Гейдельберге, Ганновере и Геттингене. Его учителями были Тюксен, Браун-Бланке, Фирбас, Вальтер. С 1953 г. Элленберг был профессором в Гамбурге, с 1958 г. — директором Института имени Рюбеля в Цюрихе и профессором Цюрихской высшей технической школы. С 1966 г. он — ординарный профессор и директор Института систематики растений и геоботаники в Геттингенском университете (ФРГ). Элленберг — член многих научных обществ и академий. Основные направления его исследовательской работы: экология растительности Средней и Южной Европы и высокогорий (Анды) Южной Америки, экспериментальная экология, особенно изучение конкуренции, экосистем, применение экологии в сельском и лесном хозяйстве и в планировании рационального использования территории.

Под Средней Европой Элленберг понимает обширный регион, включающий ГДР, ФРГ, Польшу, Чехословакию, Австрию, Швейцарию, Люксембург, Данию, а также прилегающие территории некоторых граничащих с ними стран. Книга состоит из пяти частей с соответствующими разделами и главами. Вводная часть (с. 19—72) дает краткое общее представление о природных условиях Средней Европы, о ее флоре и о происхождении современного растительного покрова под воздействием деятельности человека. Показаны изменения, происшедшие в растительности этой территории, в прошлом почти целиком покрытой лесами (возникновение лугов, верещатников и др.). Показаны резкое сокращение в результате осушения площади, занятой болотами, увеличение за последние годы воздействия на растительность техногенных факторов.

Приведенные в книге данные об изменении растительного покрова под влиянием деятельности человека представляют значительный интерес. То, что происходило и происходит в Средней Европе, характерно и для других регионов умеренного климата.

Самый обширный раздел книги (с. 73—383) посвящен природным лесам и кустарникам. В нем рассмотрены буковые и смешанные с буком леса, другие смешанные лиственные леса, расположенные вне пойм и болот (кленовые, ясеневые, липовые, дубовые, грабовые), хвойные и смешанные с преобладанием хвойных леса (пихтовые, еловые, субальпийские лиственничные и кедровые, сосновые), леса в поймах рек и на болотах.

В разделе, озаглавленном «Другие, близкие к природным формации» (с. 384—614), охарактеризована растительность пресных вод, безлесных низинных и переходных болот, верховых болот, приморских маршей,

дюн, а также высокогорная растительность (выше вертикальной границы леса), в том числе растительность нивального пояса. В особый раздел «Формации, большей частью созданные и поддерживаемые человеком» (с. 615—842) включено описание травяной растительности сухих и полусухих мест предгорного и горного поясов, кустарничковой растительности на сильно кислых почвах (верещатники), лесных культур, опушек, кустарников и кустарниковых изгородей, сенокосов (удобряемых, подстилочных), пастбищ, рудеральной растительности. Здесь же рассмотрены сообщества с участием сорняков (полей, садов, виноградников), а также очень интересный вопрос о сукцессиях, происходящих на не используемых в настоящее время площадях, в прошлом занятых посевами или лугами (сенокосами, пастбищами). Много места в книге уделено справочным материалам. Обширный (с. 843—897, в два столбца) список литературы включает примерно 1800 работ. Большой интерес представляют составленная по Браун-Бланке «Система растительных сообществ с характерными видами» (с. 900—912) и особенно указатель растений, упомянутых в книге. В последнем все виды охарактеризованы соответствующими баллами в их отношении к основным экологическим факторам: свету, теплу, континентальности климата, увлажнения, реакции почвы, обеспеченности азотом, засоленности почвы на основе данных, опубликованных Элленбергом в особой работе (Ellenberg, 1974; Работнов, 1974). В книге имеется также обширный предметный указатель.

В перечень основных разделов книги и в их расположение по сравнению с первым изданием изменений не внесено. Однако содержание книги существенно переработано. Текст частично сокращен, частично дополнен, особенно в направлении более полной и более глубокой экологической характеристики растений и растительности, что нашло отражение в изменении подзаголовка книги с «. . .экологической точки зрения» вместо «. . .каузальной, динамической и исторической точки зрения» (в первом издании). Соответствующие изменения внесены и в иллюстративный материал, и в список литературы. Общее число иллюстраций и таблиц осталось без изменений, но многие иллюстрации, главным образом графические, заменены новыми. Как уже отмечено выше, все виды, перечисленные в указателе растений, охарактеризованы в отношении их экологических свойств.

По сравнению с первым изданием в рецензируемой книге более полно выражен экосистемный подход. Уделено должное внимание почвам и микроклимату многих типов фитоценозов. В ряде случаев приведены сведения о значении почвенных организмов. Особенно интересны данные, относящиеся к первичной продуктивности и внутриценозному обороту веществ, в частности азота: структура фитомассы (участие в ее сложении отдельных органов растений), опад, формирование подстилки и др.

Разносторонне рассмотрена динамика растительности. Многие типы фитоценозов охарактеризованы в отношении их сезонной изменчивости, для некоторых приведены данные об их разногодичной изменчивости. Весьма существенным представляется высказанное Элленбергом положение об изменении по годам обеспеченности растений доступными формами азота, поскольку минерализация опада по годам происходит неодинаково из-за различий во влажности подстилки и почвы (минерализация опада снижается в сухие и в очень влажные годы). Безусловно, различия по годам в обеспеченности растений азотом отражаются на продуктивности и соотношении компонентов фитоценозов.

Приведены данные о флуктуациях не только на лугах, но и в лесах. Интересен пример, основанный на наблюдениях в свежих смешанных буковых лесах, где в годы, благоприятные для прорастания семян и приживания всходов недотроги (*Impatiens noli-tangere*), она может образовывать сомкнутый травяной ярус, а в другие годы этого не происходит. Следовательно, и в лесах существуют флуктуационно-доминантные сменные фитоценозы на уровне травяного яруса.

Для лесов Элленберг различает следующие возрастные фазы: юношескую, оптимальную, старения, распада и омоложения. В последней фазе в местах выпада деревьев происходит формирование новой генерации древесных растений. Как и в первом издании, приведены интересные данные о мезофитизации лугов под влиянием внесения удобрений.

Книга насыщена данными по экологии и биологии отдельных видов растений. На основе изученных им 1760 видов растений Элленберг характеризует биологический спектр флоры Средней Европы и приводит состав жизненных форм, по Раункиеру, состоящий из фанерофитов (деревьев) — 2.9, нанофанерофитов (кустарников) — 4.0, древесных хамефитов (кустарничков) — 2.7, травянистых хамефитов — 6.1, гемикриптофитов — 50.7, геофитов — 12.0, терофитов — 17.4, гидрофитов — 4.2%. Приведены также данные об участии во флоре Средней Европы растений, относящихся к различным типам анатомо-морфологической структуры: листовые суккуленты — 1.6, ксероморфные — 19.5, мезоморфные — 53.5, гигроморфные — 8.5, геломорфные — 13.1, гидроморфные — 3.8%. Эти спектры определены на основании изучения примерно половины состава флоры Средней Европы, но они, видимо, достаточно точно характеризуют всю флору изученного региона. Об этом можно судить по вычисленному нами на основе данных E. Landolt (1977) биологическому спектру флоры Швейцарии (свыше 3000 видов), включающему гемикриптофитов — 41.7, геофитов — 14.9, травянистых хамефитов — 7.6, терофитов — 14.3, промежуточных между терофитами и гемикриптофитами — 9.3%, и т. д.

При характеристике экологии отдельных видов и отдельных типов или групп типов фитоценозов Элленберг большое внимание уделяет отношению к увлажнению, реакции почвы и к обеспечению азотом. Он справедливо рассматривает реакцию почвы (pH) и содержание в ней оснований (главным образом кальция) как косвенный показатель обеспеченности растений элементами минерального питания, особенно азотом. В книге довольно много «экограмм», отражающих распределение отдельных типов или групп типов фитоценозов в зависимости от увлажнения и реакции почвы, представляющих по существу ординации сообществ по увлажнению и обеспеченности растений элементами минерального питания растений.

Элленберг один из первых обратил внимание на большое значение обеспеченности растений доступным азотом в определении состава и продуктивности фитоценозов (Ellenberg, 1964). Он был председателем Симпозиума «Азот как экологический фактор» на XII Международном ботаническом конгрессе в Ленинграде, на котором он сделал обзорный доклад «Азот как фактор местообитания, особенно для растительных сообществ Средней Европы» (Ellenberg, 1977). В книге приведены многочисленные данные, характеризующие азотный режим различных типов фитоценозов, а также рассмотрено значение для отдельных типов фитоценозов и видов растений нитратного и аммонийного азота в зависимости от реакции почвы, увлажнения и др. Подчеркнута важность конкурентных отношений между растениями в определении отношения отдельных видов к обеспечению азотом, в том числе в форме NO_3 и NH_4. По Элленбергу, все виды растений в одновидовых посевах положительно реагируют на улучшение обеспеченности азотом. Он приводит неопубликованные данные Фогеля (Vogel), по которым белоус и овсяница овечья в одновидовых посевах положительно реагировали на внесение азотных удобрений вплоть до дозы 3600 к/га N. Это не согласуется с результатами опытов, проведенных в Англии в песчаных культурах, в которых белоус увеличивал урожай лишь до дозы 27 мг на 100 г субстрата, овсяница овечья — до дозы 81 мг, в то время как некоторые другие растения (полевица тонкая и белая, райграс многолетний) повышали урожай вплоть до максимальной из изученных в данном опыте доз азота — 243 мг на 100 г песка (Bradshaw et al., 1964).[1]

[1] Эта работа известна Элленбергу, он приводит ее в списке литературы.

Элленберг внес большой вклад в экспериментальное изучение конкуренции между растениями. По этому вопросу им был опубликован ряд превосходных работ. Он экспериментально обосновал необходимость различения физиологического и экологического оптимумов и ареалов растений (Ellenberg, 1953) (экологического и фитоценотического — по А. П. Шенникову и М. В. Маркову; ауто- и синэкологического или потенциального и фактического — по Т. А. Работнову). Под физиологическим оптимумом он понимает условия произрастания в отсутствие конкуренции с другими видами, что обычно выясняется в результате проведения опытов в лабораториях, а под экологическим — условия, возникающие при совместном произрастании с другими видами, что устанавливается не только экспериментально, но и в результате наблюдений в природе.

Необходимость учета конкуренции между растениями при изучении фитоценозов и распределения растений многократно подчеркивается в книге. В ней приведены многочисленные примеры того, как следует быть осторожным в суждении об экологических свойствах растений на основе наблюдений об их распределении в природных условиях. Многие виды, являющиеся хорошими индикаторами определенных условий произрастания (сухости, кислотности, бедности почв и др.), при отсутствии конкуренции могут произрастать в значительно более широких пределах соответствующих условий и нередко лучше всего не там, где они преобладают в природных фитоценозах. Примером может быть костер прямой *Bromus erectus* Huds. Его признают индикатором сухих, бедных элементами минерального питания, богатых Са почв. В опытах же в одновидовых посевах он оказался мезофитом, так же как и лисохвост луговой, райграс высокий, мятлик болотный, он лучше всего произрастал при глубине залегания грунтовых вод примерно 35 см, положительно реагировал на умеренное улучшение обеспечения азотом, проявил относительную требовательность к теплу и отрицательно реагировал на высокую кислотность. Преградой для его распространения на более влажные и более богатые почвы была конкуренция с другими видами. Все это дало основание Элленбергу согласиться с очень важным для луговодства и полевого травосеяния выводом — способность давать урожай в травосмесях нельзя предсказать по данным изучения видов в чистых посевах.

Книга Элленберга — региональная геоботаническая монография. В ней охарактеризованы основные закономерности в распределении растительности Средней Европы и Альп и достаточно обстоятельно описаны основные единицы растительного покрова, для многих из них приведены таблицы с конкретными описаниями. В отличие от обычных геоботанических региональных монографий в книге Элленберга нет геоботанической карты, но в ней зато есть в изобилии то, что почти или совсем отсутствует в большинстве других монографий, — результаты углубленного изучения фитоценозов и растений. Книга насыщена фактами и выводами, относящимися к экологии фитоценозов и растений и ко многим другим современным проблемам фитоценологии.

Книгу Элленберга можно рассматривать как удачную попытку создать региональную геоботаническую монографию на экологической и даже экосистемной основе. В ней нашли отражение результаты многолетних многогранных исследований, проведенных самим Элленбергом в Средней Европе. Книга представляет большую ценность для экологов растений, фитоценологов, ботаников-географов и может быть использована при преподавании фитоценологии, экологии растений, ботанической географии, лесоведения и луговедения. Высокой оценки заслуживают также многочисленные превосходные иллюстрации.

ЛИТЕРАТУРА

Работнов Т. А. (1975). Новые данные об индикаторном значении сосудистых растений. Бюл. МОИП, отд. биол., 80, 6. — Bradshaw A. D., D. Jowett, R. W. Snaydon. (1964). Experimental investigations into the mineral nutrition

of several grass species. IV. Nitrogen level. J. Ecol., 52. 3. — E l l e n b e r g H. (1953). Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 66, 2. — E l l e n b e r g H. (1964). Stickstoff als Standortfaktor. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 77, 1. — E l l e n b e r g H. (1974). Zeigerwerte der Gefässpflanzen Mitteleuropas. Scripta Geobotanica, 9. Göttingen. — E l l e n b e r g H. (1977). Stickstoff als Standortfaktor, insbesondere für mitteleuropäische Pflanzengesellschaften. Oecol. Plant., 12, 1. — L a n d o l t E. (1977). Ökologische Zeigerwerte zur Schweizerische Flora. Veröffentl. Geobot. Inst. Rübel, 64. Zürich.

Т. А. Работнов.

Московский государственный университет.

Получено 11 IV 1979.

УДК 019.941 : 002.01 : 582

Л. Н. Хахина. Проблема симбиогенеза. Историко-критический очерк исследований отечественных ботаников. 1979. Л., Наука, 155 с. Ц. 1 р. 60 к.

G. YA. Z H U K O V A. *L. N. KHAKHINA.* A PROBLEM OF SYMBIOGENESIS. HISTORICAL AND CRITICAL OUTLINE OF THE STUDIES OF NATIVE BOTANISTS. 1979

Симбиогенез как один из способов усложнения организации индивида в последние десятилетия все больше привлекает внимание эволюционистов. Многие из них рассматривают его в качестве одного из вероятных факторов прогрессивной эволюции органического мира. Сложный путь развития этой идеи нашел свое отражение в историко-критическом очерке Л. Н. Хахиной «Проблема симбиогенеза», выпущенном издательством «Наука» в 979 г.

Книга содержит «Предисловие», 7 глав, «Заключение», список литературы и «Именной указатель». В первой главе «Симбиогенез как проблема эволюционной теории» раскрывается понятие симбиоза. По мнению автора, «симбиоз — это такая форма взаимодействий между разнородными организмами, когда совместное существование благоприятно для особей и обеспечивает партнерам большое селективное преимущество. Адаптивная ценность симбиоза определяется тем, что, вступая в сожительство, организм оказывается лучше приспособленным к среде благодаря использованию особенностей, уже имеющихся у его партнера» (с. 10). Приводятся примеры многообразия форм симбиоза. Наличие определенной большей или меньшей связи между сочленами рассматривается как общая черта, характеризующая все известные случаи симбиотических отношений. Особое внимание автор обращает на те случаи эволюционных преобразований симбиотических связей в экосистемах, когда интеграция компонентов становится такой глубокой, что биоценотические отношения перерастают в физиологические. «Эволюционное изменение биоценотических отношений, в результате которого на базе компонентов симбиоза возникает новый комплексный организм или симбиоорган, и может быть названо симбиогенезом» (с. 16). Последующие главы (II—VII) посвящены подробному рассмотрению основных этапов развития проблемы симбиогенеза. Автор выделяет четыре таких этапа. Первый этап — с конца 60-х годов XIX в. до 1905—1907 гг. XX в. — это период зарождения и обоснования представлений о роли симбиоза в эволюции (работы А. С. Фаминцына) и накопления материалов, послуживших основой для формирования гипотезы симбиогенеза (работы К. С. Мережковского). Он отмечен многолетними экспериментальными исследованиями по симбиозу и первыми теоретическими разработками. Второй этап — с 1905—1907 до начала 20-х годов — характеризуется более полной разработкой гипотезы и первой систематической ее критикой в работах А. А. Еленкина. В третий период — начало 20—конец 30-х гг. XX в. —

были заложены основы главных направлений дальнейших исследований по проблеме симбиогенеза. Работами Б. М. Козо-Полянского в основу учения об эволюции путем симбиоза был положен принцип естественного отбора. Четвертый, современный, этап развития гипотезы симбиогенеза начался, по мнению автора, с 60-х гг. нашего столетия. В этот период отмечено возрождение интереса к проблеме после некоторого спада, особенно в 50-е гг.

Автор убедительно показала, что с позиций современной теории эволюции и с учетом нового фактического материала происходит переоценка гипотезы симбиогенеза. Не возводя ее в ранг универсальной общебиологической теории, что было бы преждевременно, многие исследователи признают, что отдельные направления филогенеза могут быть объяснены именно с позиций этой концепции.

Значительное внимание в книге уделено, таким образом, анализу становления и развития идеи о роли симбиоза в эволюции в конце XIX — начале XX вв. в России, о чем говорит и подзаголовок книги — «Историко-критический очерк исследований отечественных ботаников». Ценность этой работы, однако, заключается не только в том, что в ней убедительно показана роль русской научной мысли в становлении проблемы симбиогенеза. Она интересна читателю и тем, что автор не ограничилась рассмотрением вопроса лишь в его историческом аспекте. В работе дан достаточно глубокий анализ современного состояния этой крупной общебиологической проблемы, в разработку которой внесли свой вклад специалисты самых различных отраслей биологии. Для этого автор привлекает большую отечественную и зарубежную литературу, касающуюся самых различных сторон проблемы с учетом новейших данных молекулярной биологии и физиологии клеточных органелл.

Книга Л. Н. Хахиной — пример обобщающего исследования теоретического плана. Подобные работы чрезвычайно важны для нашей современной биологической литературы, изобилующей фактическими материалами. Они подводят итог отдельным этапам научного развития, в частности в области разработки эволюционной теории. Освещенный в рецензируемой книге путь развития идеи о возможной роли симбиоза в прогрессивной эволюции очень показателен как яркий пример огромной положительной роли рабочих гипотез, даже самых смелых, для плодотворного научного развития.

Выход в свет работы, позволяющей еще раз переосмыслить проблему симбиогенеза в целом, представляется не только полезным, но и очень своевременным. Это связано со все возрастающим за последние годы интересом ботаников к пластидам.

Пластиды с давних пор являются объектом особенно пристального внимания специалистов самых различных отраслей ботаники. Наличие пластид является одной из немногих, но характернейших черт, которые отличают растительные клетки от клеток животных и других представителей органического мира. Пластиды привлекают внимание биологов еще и потому, что обладают удивительным свойством — известной самостоятельностью, которая особенно поразительна, если учесть необходимость интеграции для существования целостного организма. Интересно, что именно ряд своеобразных свойств пластид послужил одной из отправных точек в формировании идеи о роли симбиоза в эволюции у ее основоположников А. С. Фаминцына и К. С. Мережковского. Работы с хлоропластами явились одним из основных направлений экспериментальных работ А. С. Фаминцына, предпринимавшихся им для обоснования этой идеи. Полуавтономные свойства пластид заставляют с неослабевающим интересом на протяжении многих десятилетий искать разгадку происхождения этих органелл, обладающих, как выяснилось, собственной внеядерной генетической информацией. Заключенные в пластидах единицы наследственности контролируют не только биогенез и регуляцию функций самих органелл. Они влияют на многие другие стороны онтогенеза растительного

организма, в том числе на рост растения в целом, образование пыльцы, дифференцировку различных частей цветка, на форму листьев и некоторые другие морфогенетические процессы. Благодаря генетическим исследованиям в области гибридизации выявляется влияние пластид и на такие процессы, как оплодотворение, выживаемость гибридных зародышей.

Все это говорит о том, что проблема генезиса пластид становится актуальной. До сих пор продолжают оставаться загадочными многие аспекты участия пластид в различных сторонах жизнедеятельности растительной клетки. Большие перспективы для генетико-селекционных работ открывает расшифровка механизма поведения пластид в процессе двойного оплодотворения у цветковых растений. Книга Л. Н. Хахиной поднимает все эти вопросы и показывает, что дальнейшая разработка проблемы симбиогенеза невозможна без всестороннего познания особенностей онтогенеза прежде всего таких клеточных органелл, как пластиды и митохондрии.

Г. Я. Жукова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 27 V 1980.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.524.44 : 631.175

П. В. Юрин. Структура агрофитоценоза и урожай. Изд. МГУ, 280 с. Ц. 3 р. 20 к. Т. 1225 экз.

B. M. MIRKIN. *P. V. YURIN.* THE STRUCTURE OF AGROPHYTOCOENOSIS AND THE YIELD

Сопоставляя в широком плане эволюцию естественной и искусственной растительности, можно увидеть параллели в этих процессах: в одном и другом случаях эволюция проявляется в основном в последовательном нарастании различных типов видового разнообразия (Whittaker, 1975) — альфа (разнообразие внутри сообществ), бета (разнообразие сообществ) и гамма (общее флористическое разнообразие ландшафта). Однако если естественная растительность, особенно после появления цветковых растений, способных образовывать сложные многоярусные сообщества (Тахтаджян, 1970), достигла высокого уровня разнообразия, то искусственная растительность отстает на геологические эпохи. До сих пор господствуют сообщества с культурным доминантом одного вида (и чаще сорта), далеко не всегда разнообразие сообществ соответствует разнообразию вариантов условий среды, что в конечном итоге и объясняет низкое гамма-разнообразие сельскохозяйственного ландшафта.

Однако в последние годы эволюция искусственной растительности в значительной степени ускорилась и отмечается несомненный прогресс всех трех типов разнообразия. Рецензируемый труд посвящен результатам и перспективам повышения альфа-разнообразия агрофитоценозов. В нем подытожены 20-летние оригинальные исследования автора в области совместных посевов разных видов и сортов культурных растений. Заметим, что в производственном испытании его рекомендаций приняло участие 60 колхозов и совхозов. Несмотря на то что автор, к сожалению, нигде не упоминает концепций видового разнообразия и ниш, его работа — это по существу исследование «упаковки» экологических ниш популяций агрофитоценоза в гиперпространстве ресурсов.

Работа велика по объему и состоит из 12 глав, «Предисловия» и «Заключения». Само по себе перечисление глав с указанием числа страниц в каждой из них уже дает хорошее представление о структуре книги и общем

направлении научных интересов ее автора: 1. Развитие культурфитоценологии как теоретической основы возделывания растений (с. 5—16); 2. Методы исследования и условия проведения опытов (с. 17—34); 3. Структура естественных и искусственных сообществ растений (с. 35—55); 4. Свойства одновидовых растительных сообществ, обусловленные взаимодействием приспособительно различающихся между собой структурных элементов (с. 56—90); 5. Пути и методы совершенствования структуры культурфитоценозов (с. 91—111); 6. Влияние преобразований структуры сообществ культурных растений на почвенно-климатические факторы в агробиогеоценозах (с. 112—120); 7. Физико-биохимическое взаимовлияние растений в агрофитоценозах (с. 121—140); 8. Роль свободных радикалов при взаимовлиянии растений в агрофитоценозах (с. 141—156); 9. Влияние преобразования структуры растительных сообществ на формирование и деятельность листового аппарата (с. 157—179); 10. Влияние изменений структуры растительных сообществ на формирование и деятельность корневых систем растений (с. 180—201); 11. Влияние изменений структуры сообществ культурных растений на видовые популяции сорняков, вредителей и микроорганизмов в агробиогеоценозах (с. 202—222); 12. Урожай агрофитоценозов, преобразованных по методу совместных одновидовых посевов (с. 223—244).

Давая книге общую оценку, нельзя не отметить ее неровности. С одной стороны, автор показывает себя как скрупулезный экспериментатор, владеющий обширным арсеналом методов и умеющий всесторонне обосновывать преимущества агрофитоценоза повышенного альфа-разнообразия. Его основная теоретическая посылка соответствует современным экологическим воззрениям: стабильность часто зависит от разнообразия, а устойчивый урожай культур — это в конечном итоге аспект стабильности. Основываясь на сопоставлении морфологической и фенологической вариации внутри одновидовых зарослей дикорастущих растений и сорняков и сглаженности этих различий у культурных растений, Юрин показал преимущества выживания культурных растений при неодновершинности их развития во времени и размещения в пространстве. В этом случае не только происходит повышение урожая за счет полноты использования ресурсов (удлиняется период активного фотосинтеза, возрастает его интенсивность, увеличиваются масса корней и их способность поглощать воду и минеральные соли), но сам по себе посев получает значительно более широкую амплитуду адаптации к колебаниям климата, когда в один год имеет преимущество один из его компонентов, а в другой — второй. Наконец, совмещение в одном посеве разных сортов и неравномерное распределение растений в пространстве («Каждой культуре свойствен свой оптимум неравномерности», с. 65) позволяет закрыть сообщество от поселения сорняков, снизить их количество, подавить часть патогенной микрофлоры и уменьшить вред, приносимый насекомыми. Такое всестороннее рассмотрение преимуществ смешанных посевов — новое явление не только для отечественной, но, быть может, и для мировой литературы по растениеводству и агрофитоценологии. Однако накопленные автором обширные фактические данные должны быть глубоко и последовательно проанализированы. К сожалению, теоретический уровень работы оставляет чувство неудовлетворенности, в книге много спорных и даже ошибочных положений, на которых, учитывая высокую перспективность исследований П. В. Юрина и его учеников, мы считаем нужным остановиться более подробно.

1. Рассмотрение истории агрофитоценологии выполнено весьма субъективно и сделанные акценты на роли того или иного исследователя не всегда соответствуют их действительным вкладам. Наиболее крупными фигурами в истории агрофитоценологии Юрин считает В. Н. Сукачева, А. П. Шенникова, М. В. Маркова, Н. С. Камышева и А. А. Часовенную. В то же время вовсе не упомянуты (хотя «на всякий случай» включены в библиографию) работы М. Ф. Короткого и А. Вага — двух крупных теоретиков. Среди специалистов по сорным растениям не упомянуты Е. В. Шлякова и В. В. Ту-

ганаев, которые безусловно внесли большой вклад в познание этого важнейшего компонента пашенной растительности.

2. Автор придерживается концепции сопряженного развития культур и сорных растений, присоединяясь в этом вопросе к Р. Г. Минибаеву (1961; в тексте ошибка — ссылка дана на работу, опубликованную в 1969 г., которой нет в списке литературы). В данном случае необходимо процитировать и специальную работу М. В. Маркова о филоагроценогенезе (Марков, 1970; Миркин, 1971). Однако рецензент (Б. М.) считает, что концепция сопряженной эволюции видов сорных растений и культур антиэкологична в своей основе и может быть распространена лишь на единичные виды сорняков-специалистов, засоряющих лен и некоторые другие культуры. R. Whittaker (1975) утверждает, что даже в естественной растительности оптимальной стратегией была «сеткообразная» независимая эволюция видов, так как любая узкая специализация к конкретному сообществу повышает шансы выпасть из эволюции. Что касается видов сорных растений, то они эволюционировали независимо от культуры и адаптированы к широкому спектру агрофитоценотических ситуаций в пределах более или менее ограниченного (но для разных видов разного) диапазона климатических и эдафических условий. Вспышки же обилия некоторых видов в посевах яровых, пропашных или озимых культур — аналоги флуктуаций обилия видов луговых сообществ, что было предметом обстоятельнейшего изучения Т. А. Работнова (1974а, 1978); кстати, последняя цитированная публикация этого исследователя датирована 1966 г., хотя по обсуждаемому кругу вопросов большое число публикаций было выполнено и в более поздний период. В почве всегда сохраняется запас вегетативных органов и семян сорных растений, и потому именно почва, а не культура является фактором, определяющим флористический состав сорных компонентов агрофитоценоза. По этому вопросу в мировой литературе собрано очень много убедительных научных фактов, в значительной мере обобщенных на Международном агроботаническом симпозиуме в Галле в 1972 г. К сожалению, автор, упомянув этот симпозиум, посчитал возможным не процитировать ни одной работы из опубликованного этим авторитетным международным собранием тома трудов «Проблемы агроботаники» (см. Назирова и др., 1977) и ограничился общей отрицательной оценкой выделения сообществ сорных растений «без должного внимания к культурам, в которых они произрастают» (с. 12). Обсуждена им и сходная по теоретической платформе с геоботаниками — участниками симпозиума в Галле — позиция советского исследователя А. С. Станцевичуса (1964).[1] Остальные работы советских исследователей, выполненные в этом плане, Юрин вообще не упоминает.

3. Характеризуя методику работы, Юрин описывает более 15 методов, которые составили исследовательский арсенал, причем основная часть методов — аллелопатические, призванные выявить биохимические влияния одного компонента сообщества на другой. В основе всей этой обширной группы методов лежат посевы семян в чашках Петри, концентрации летучих выделений под стеклянными колпаками и др. Это чрезвычайно ненадежные тесты, так как выявленные подобными опытами зависимости не могут быть перенесены в природу, где складываются совершенно иные отношения между компонентами. По этой причине общий «аллелопатический крен» работы Юрина несколько настораживает. Все-таки следует согласиться с Т. А. Работновым (1974б, 1978) и многими другими исследователями, работы которых, видимо, как «неподручные» Юрин не цитирует, что роль дифференциации ниш, т. е. раздела ресурсов и конкуренции, много выше, чем биохимических взаимовлияний, так как концентрация химических веществ в природе никогда не достигает тех уровней, которые получают в «чашечно-колпачных» экспериментах. Опи-

[1] Статьи, цитированные П. В. Юриным, в библиографию к рецензии не включены.

санные Юриным многочисленные аллелопатические эффекты весьма слабы, и, кроме того, многие из установленных достоверных разностей могут быть интерпретированы по-иному. Нет смысла полностью отрицать роль аллелопатии, но и не стоит видеть в ней некоторую «фитоценологическую панацею».

4. Статистический аппарат, который использует автор, весьма несовершенен. В основу положен коэффициент вариации, но нигде не говорится о том, что для этого выборочного показателя рассчитывалась ошибка и достоверность различий проверялась. Нельзя использовать коэффициент линейной корреляции для биологических зависимостей, большая часть которых нелинейна. А если уж использовать его, то вовсе не нужно считать ошибки выборочности, так как в любом учебнике статистики есть соответствующая таблица минимальных значений достоверных коэффициентов при использованном числе пар. Часть коэфициентов, приведенных в работе, — недостоверна, но автор об этом не говорит. Например, в табл. 5 приведено $r=0.61\pm0.37$ (!).

5. Достоинством подхода Юрина является стремление к «сквозному» рассмотрению принципа выгодности предельной дифференциации особей внутри популяции, популяций в сообществе и даже элементов организма (побеги, зерновки в початке и т. д.). Однако, делая экскурсы в геоботанику, автор не всегда правильно использует терминологический аппарат. Он отождествляет ярусы с синузиями, что не универсально и справедливо только для некоторых географических вариантов лесов, пишет о подземной ярусности, отсутствие которой убедительно показано Работновым (1974а, 1978), рассматривает флористический состав как элемент структуры. По международной традиции принято противопоставлять эти понятия. Наконец, совершенно не к месту употреблен термин «сукцессия» для показа возможных путей совершенствования структуры посевов.

6. Нельзя согласиться с автором в его определении организма и сообщества, в состав которых он включает среду, причем понимает ее весьма широко, относя к элементам организма и сообщества также «условия, не освоенные видом и в данное время входящие в резерв его ассимиляции» и «представляющие продукты диссимиляции данной видовой формы» (с. 47). При этом автор ссылается на «основополагающие работы Мичурина» и в заключение пишет, что для последователей его концепции «с меньшими затруднениями будет восприниматься представление о единстве органической формы и ее условий жизни, в которой борьба этих противоположностей является внутренним источником самодвижения и развития этой системы» (с. 48). Такое игнорирование внутренней системы организма, в которой лишь опосредуются его отношения со средой, отбрасывает читателя на много лет назад, ко времени расцвета заслуженно преданного забвению «учения» Т. Д. Лысенко.

7. Мы уже отмечали, что ряд важных работ, включенных в список, не обсуждается в тексте. Кроме того, и сам список по своей структуре не может быть признан показателем активного использования автором современной отечественной и тем более зарубежной литературы. Заимствовав опыт анализа библиографических списков в монографиях по геоботанике, предпринятый Г. С. Розенбергом (1979), мы рассчитали те же параметры и по книге Юрина. Обращает на себя внимание следующее. При общем списке в 648 работ зарубежных изданий процитировано лишь 136. При этом модальный год для советских работ — 1966, а зарубежных — 1958 (!). Последняя процитированная советская работа датирована 1973, а зарубежная — 1972 г., хотя монографическая работа, вышедшая в 1979 г., должна обобщить литературу по крайней мере до 1976 г., что несложно сделать, опираясь на такое информативное издание, как «Реферативный журнал». Не приводя библиографии всех работ, опубликованных за 1972—1976 г. и прореферированных в «Реферативном журнале», укажем что лишь по смешанным посевам кукурузы, которую в основном исследует Юрин, было опубликовано 28 рефератов на советские и 13 рефератов на зарубежные

публикации. Общее же число прореферированных за это время работ, где обсуждались разные аспекты смешанных посевов, примерно в 3 раза выше.

Заканчивая рецензию, сделаем общий вывод: отмеченные недостатки работы не обесценивают результатов экспериментов П. В. Юрина, а перспективность руководящей идеи о преимуществах смешанных посевов не вызывает сомнений.

ЛИТЕРАТУРА

Марков М. В. (1970). Агрофитоценоз и процесс его становления (к вопросу о филоагроценогенезе). В кн.: Теоретические проблемы фитоценологии и биогеоценологии. Л. — Миркин Б. М. (1971). (*Рец.*). М. В. Марков. Агрофитоценоз и процесс его становления (к вопросу о филоагроценогенезе). Бот. ж., 56, 7. — Назирова З. М., Б. М. Миркин, Ф. М. Ханов. (1977). (*Рец.*). Проблемы агроботаники. Галле. 1975. Бот. ж., 63, 4. — Работнов Т. А. (1974а). Луговедение. М. — Работнов Т. А. (1974б). О современном состоянии изучения аллелопатии. Бюл. МОИП, отд. биол., 79, 4. — Работнов Т. А. (1978). Фитоценология. М. — Розенберг Г. С. (1979). Библиографический анализ монографической литературы по геоботанике. Бот. ж., 64, 10. — Тахтаджян А. Л. (1970). Происхождение и расселение цветковых растений. Л. — Whittaker R. H. (1975). Communities and ecosystems. 2 ed. New York.

Б. М. Миркин.

Башкирский филиал АН СССР, Уфа.

Получено 4 II 1980.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9

Морфология и динамика растительного покрова. Куйбышевский государственный педагогический институт имени В. В. Куйбышева. Научные труды, т. 207, в. 6. Куйбышев, 1977, 97 с. Т. 500 экз. Ц. 72 коп.

L. G. NAUMOVA. (*A REVIEW*). MORPHOLOGY AND DYNAMICS OF VEGETATION. No.6.1977

Кафедра ботаники Куйбышевского государственного педагогического института регулярно издает тематические сборники под названием «Морфология и динамика растительного покрова», авторами которых являются не только ботаники названной кафедры, но и преподаватели вузов других городов. Рецензируемый сборник содержит 12 статей, соответствующих проблематике морфологии и динамики растительности.

Сборник открывается статьей В. Е. Тимофеева, Л. А. Евдокимова, А. А. Устиновой «К вопросу о критериях дискретности растительного покрова речной поймы» (с. 3—13), в которой рассматриваются различия флоры разных «структурных элементов» растительности поймы р. Самары. Само понятие «структурный элемент», предложенное Тимофеевым (1962), не совсем удачно и, как уже было сказано в рецензии на предшествующий сборник куйбышевских геоботаников (Ханов, и др., 1978), целесообразно использовать термин, предложенный С. А. Грибовой и Т. И. Исаченко (1972), — «типы мезокомбинаций». Фундаментальную сводку этих авторов по картографии растительности, в которой подробно рассматриваются вопросы выделения территориальных единиц, не цитируют ни авторы первой статьи, ни Е. Г. Бирюкова («К изучению растительного покрова неразвитых речных пойм бассейна Средней Волги», с. 47—51), ни Н. С. Симакова («Основные пути развития растительности овражно-балочных систем Куйбышевской области», с. 51—57), которые также используют термин «структурный элемент».

В. Е. Тимофеев и др. рассматривают четыре структурных элемента: заросли кустарниковых ив, белокопытника, неопределенные травянистые

группировки на прирусловых песчаных (галечных) отложениях; ветлово-осокоревые леса в сопровождении кустарниковых и луговых фитоценозов; вязово-дубовые леса в сопровождении кустарниковых, луговых и степных фитоценозов; березово-ольховые леса в сопровождении кустарниковых и луговых фитоценозов, и показывают, что каждый элемент отличается не только по характеру растительности, но и по флоре. Элементы имеют флору соответственно бетулярно-сегетального, рудерально-борового, бетулярно-кверцетального и бетулярного типов. В целом статья Тимофеева и др. интересна, но ее содержание не соответствует названию, кроме того, было бы хорошо, если бы эта статья была снабжена таблицей, в которой сопоставлялись бы спектры ценоэлементов, как, например, в статьях А. А. Калининой «К характеристике флоры поймы верховий р. Кутулук в эколого-географическом отношении» (70—72) и О. А. Задульской «Опыт флороценотического исследования лесных опушек на территории Самарской Луки» (93—97). Одного словесного описания недостаточно, и статья Тимофеева с соавторами без такой таблицы воспринимается с трудом. Аналогичная таблица оказалась бы полезной и в статье Л. А. Евдокимова «Материалы к флоре байрачных лесов степного Заволжья» (39—46). Эта статья посвящена интересному и актуальному вопросу — анализу флоры байрачных лесов степных территорий, которые являются экстразональными форпостами леса в степи. Для выявления степени постоянства лесных видов в этих сообществах автор использует собственную систему понятий: флора фитоценоза, общая флора таксона фитоценоза, флороценотическое ядро (константная часть флоры), флористический ценоэлемент (группа видов со сходной экологией и историей), спектры флористических ценоэлементов (для фитоценоза, таксона, флороценотического ядра), доминирующий флористический ценоэлемент. Эта система понятий соответствует задаче анализа флоры, но понятие «таксон фитоценоза» неудачное, следует говорить о синтаксоне, так как «таксон» — термин систематики растений.

Проанализировав четыре наиболее распространенных ассоциации (дубняк черноклёново-ландышевый, дубняк разнотравно-ландышевый, липняк дубово-ландышевый и липняк осиново-ландышевый), автор показал, что в байрачных лесах господствуют чисто лесные ценоэлементы (неморальный, кверцетальный, бетулярный, бореально-неморальный), а нелесные (степной и сегетально-рудеральный) представлены малым числом видов.

Статья В. И. Матвеева, Е. Г. Бирюковой, Н. С. Симаковой, А. М. Зотова «Некоторые закономерности в формировании флоры прудов, созданных в долинах малых рек» (13—39) посвящена вопросу формирования флоры и растительности искусственных водоемов, которые широко распространены в районах засушливого климата и используются для водопоя, разведения рыбы, а также в санитарно-гигиенических целях. Изучено 22 пруда, поэтому можно считать, что выявленные закономерности соответствуют действительности. Вместе с тем надо отметить, что перечисление в тексте большого числа видов по существу дублирует содержание таблицы. Таблицу можно было сделать более информативной, использовав принцип диагонализации, т. е. разместить рядом пруды со сходной флорой и и виды, сходно распределенные по прудам. Тогда и специфика видов, и специфика прудов разной глубины и возраста выявлялась бы нагляднее. Это же можно посоветовать и А. М. Зотову («Флора и растительность прудов Михайло-Овсянского рыбопитомника», 77—83), который описал 6 характерных формаций прибрежно-водной растительности и привел общий список флоры прудов трех типов.

Несомненный интерес представляет статья М. П. Шилова «Критерии выработанности и устойчивости растительных сообществ» (57—70). Автор попытался обсудить около 30 критериев, на основании которых можно различить устойчивые и неустойчивые фитоценозы. Наряду с ценными и правильными в работе М. П. Шилова много ошибочных высказываний. Нельзя, например, говорить о линейной связи стабильности и сложности, линей-

ности отношения надземной и подземной массы (Шилов считает, что у стабильных сообществ бóльшая доля фитомассы сосредоточена в подземной части, но это наблюдается только у травяных экосистем). Противоречат современным представлениям (Василевич, 1969, 1972; Миркин, Розенберг, 1978) все критерии микроструктуры растительных сообществ (количество микрогруппировок, их размер, тип, сопряженность). В указанных работах В. И. Василевича, Б. М. Миркина и Г. С. Розенберга критикуются как раз те субъективные представления о микрогруппировках, на которые опирается Шилов. Т. А. Работнов (1978) убедительно показал отсутствие подземной ярусности и частный хатактер надземной ярусности. Эти критерии также нельзя использовать для того, чтобы различать устойчивые и неустойчивые сообщества. Некорректно со стороны Шилова в разделе статьи «Явление гетеробатмии в развитии растительных сообществ» не цитировать работ уфимских геоботаников, которые специально занимались этим вопросом, и ограничиться безадресной фразой: «что продемонстрировали в ряде работ башкирские геоботаники» (с. 69). Кроме того, Шилов не использовал новых работ, в которых по затронутому им вопросу содержится много конкретного материала. Среди них можно отметить хотя бы монографию «Сообщества и экосистемы» (Whittaker, 1975), в которой вопрос стабильности является одним из основных. В целом статья Шилова интересна остротой постановки вопроса.

Статья В. И. Матвеева «О влиянии антропогенных факторов на растительность озер-стариц» (73—76) очень актуальна для современной геоботаники, уделяющей большое внимание антропогенным изменениям. В частности, автор сообщает, что основные факторы антропогенного влияния — это выпас, вызывающий засоление и остепнение гигрофильных сообществ; заготовка ивового прута, приводящая к замене экологических поясов кустарниковой растительности поясами лугов, с сохранением постоянства их количества. Большой вред наносят неумеренные сборы населением яркоцветущих растений озер — кувшинки и кубышки. Эти изменения лучше было бы отразить в соответствующих таблицах.

Несколько особняком стоит сообщение О. А. Мозговой «Характеристика лиственничных лесов Башкирского заповедника» (83—88). Оно очень кратко и немного нового добавляет к нашим представлениям об описываемом объекте. То же можно сказать и о сообщении А. А. Устиновой «К вопросу об изучении растительного покрова песков бассейна Средней Волги» (88—93), в котором кратко изложены особенности псаммофитной растительности четырех физико-географических районов Куйбышевской обл.

В целом сборник куйбышевских ботаников заслуживает положительной оценки. Его авторам можно только пожелать согласовывать собственные исследования с современной советской и зарубежной литературой и шире использовать таблицы, которые способствуют более убедительному обоснованию выводов и лучшему восприятию материала.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. Л. — Василевич В. И. (1972). Количественные методы изучения структуры растительности. В кн.: Итоги науки и техники. Ботаника, I. М. — Грибова С. А., Исаченко Т. И. (1972). Картирование растительности в съемочных масштабах. Полев. геобот., 4. Л. — Миркин Б. М., Розенберг Г. С. (1978). Фитоценология. Принципы и методы. М. — Работнов Т. А. (1978). Фитоценология. М. — Тимофеев В. Е. (1962). О классификации растительных комплексов речных долин. В кн.: Геоботаническое изучение лугов. Минск. — Ханов Ф. М., Кашапов Р. Ш., Наумова Л. Г. (1978). *Рец.* Морфология и динамика растительного покрова. Куйбышевский государственный педагогический институт им. В. В. Куйбышева. Науч. тр., т. 163, в. 5, 1975. Бот. ж., 63, 11. — Whittaker R. H. (1975). Communities and ecosystems. 2 ed. N. Y.—London.

Л. Г. Наумова.

Башкирский государственный педагогический институт, Уфа.

Получено 30 X 1979.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.4

Ал. Ал. Федоров, З. Т. Артющенко. Атлас по описательной морфологии высших растений. 1979. Л., Наука, 291 с., 184 табл. с рис. Ц. 4 р. 80 к.

C. A. ZAHARIADI. *AL. AL. FEDOROV, Z. T. ARTIUSHENKO.* ATLAS ON THE DESCRIPTIVE MOPRHOLOGY OF HIGHER PLANTS. 1979

Просматривая этот капитальный труд, вижу, что авторы приложили много усилий, чтобы осуществить его.

Особенное впечатление производит первая часть (с. 1—62) с общей характеристикой соцветия по новейшим данным, с его биологическими особенностями и органографией. Приводятся все типы, начиная от сложных и кончая простыми.

Многообразие подразделений (из которых многие были мне до сих пор неизвестны), каждое с соответствующими схемой и описанием, облегчают работу таксономиста.

Полагаю, что этот труд, к которому можно применить бессмертные слова «Exegi monumentum aere perennius», следовало бы удостоить особой награды.

Цветные фотографии, оригиналы которых, вероятно, блестящи, воспроизведены довольно удачно; жаль только, что их недостаточно.

Что же касается черно-белых таблиц, с рисунками, некоторые из них вполне приемлемы, как, например: 18, *2* (*Polemonium coeruleum*); 21, *1* (*Carica papaya*); 44, *1* (*Leucojum aestivum*); 62 (*Panicum miliaceum*); 68, *2* (*Viburnum opulus*); 77, *2* (*Hydrangea*); 122, *2* (*Ornithogalum ponticum*); 123, *2* (*Lilium martagon*); 148, *2* (*Spathiphyllum wallisii*); 155, *2* (*Aricaema balansae*); 162, *2* (*Aglonema modestum*); 168, *1* (*Allium karatavense*); 176, *3* (*Doronicum orientale*); 177, *3* (*Bellis perennis*); 183, *2* (*Carlina acaulis*).

Не вполне понятно, с чем связана нечеткость большинства черно-белых фотографий; возможно, это обусловлено неудачным воспроизведением в цинкографии или же применением несоответствующих линз и недостаточным диафрагмированием во время съемки.

К. А. Захариади.

Музей естественной истории,
Кифисия, Греция.

Получено 6 III 1980.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.31 : 066.3 (47+57)58 (208)

МОСКОВСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА В 1979 г.

T. M. SOPHEYKOVA. MOSCOW BRANCH OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY IN 1979

Работа Московского отделения ВБО в 1979 г. проводилась в пяти секциях: фитоценологии, микологии, палинологии, цитоэмбриологии и морфогенеза.

Секция фитоценологии, работающая при кафедре геоботаники Московского государственного университета под руководством Т. А. Работнова, в 1979 г. провела пять заседаний, на которых были заслушаны 12 докладов по темам, разрабатываемым в этой секции уже несколько лет. Эти темы следующие: 1) общие принципиальные вопросы фитоценологии (например, доклад В. Н. Егоровой «Закономерности структуры ценопопуляций основных компонентов пойменных ценозов» или доклад Б. М. Миркина «Пути и перспективы создания классификации лугов СССР»); 2) изучение фитоценозов различных географических зон и ландшафтов (доклады О. В. Смирновой «Анализ фитоценотических потенций растений широколиственных лесов», О. С. Гребенщикова «Фитоценологические и биоклиматические наблюдения на крайнем западе Большого Кавказа» и др.); 3) математические методы в фитоценологии (доклады А. П. Кибзун «Основные положения математической теории структуры фитоценоза», Г. С. Розенберга «Математическое моделирование в фитоценологии» и др.).

Секция микологии, как и в прежние годы, работала при кафедре низших растений МГУ при бессменном многолетнем руководстве М. В. Горленко. За 1979 г. секция провела три заседания, на которых было заслушано 6 докладов, посвященных в основном вопросам фитопатологии.

В секции палинологии, которой руководит Е. Д. Заклинская, проведено пять заседаний, на которых заслушано 5 докладов. Два из них представляли собой обобщающие работы по вопросам этой отрасли ботаники: «Спорово-пыльцевой анализ и палинология» (докладчик Е. Д. Заклинская) и «Программа анализа палинологических материалов при решении корреляционнх и стратиграфических задач» (В. П. Гричук).

Секция цитоэмбриологии, руководимая В. А. Поддубной-Арнольди, провела пять заседаний совместно с ботанической секцией Московского общества испытателей природы. На них заслушано 8 докладов. Эти доклады раскрывали конкретные вопросы цитологии, эмбриологии и филогении высших растений. Например, доклад Н. Р. Мейер был на тему «Различные типы формирования спородермы семенных растений», доклад А. П. Меликяна — «Типы зародышей и уровень организации системы „плод—семя“».

Секция морфогенеза (руководители Ф. М. Куперман и В. Г. Хржановский) за отчетный год провела четыре заседания. Все 6 докладов, сделанных на секции, освещали те или иные вопросы морфологии, анатомии и эволюции цветковых растений, например: «Роль естественного отбора в селекции культурных растений» (Ф. М. Куперман), «Эффект гамма-облучения растений на разных этапах органогенеза» (И. Н. Львова и И. М. Ахун-Заде).

Секционные заседания, как правило, проводились на кафедрах, ведущих основную работу каждой секции, Московского государственного университета (МГУ), Тимирязевской сельскохозяйственной академии, Геологического института (ГИН); на них присутствовало в среднем по 25—30 слушателей из многих учреждений Москвы. Так, в работе палинологической секции принимают участие, кроме сотрудников ГИНа, где традиционно проходят заседания, специалисты Гидропроекта, Всесоюзного института минерального сырья, геологического факультета МГУ, ВНИИ геологии нерудных ископаемых, управлений аэрогеологии и других учреждений. В секции фитоценологии работают сотрудники МГУ, Московского лесотехнического института, Московского педагогического института им. Ленина, Главного ботанического сада АН СССР, Лаборатории лесоведения, ВНИИ охраны природы МСХ СССР и многие другие.

Широк диапазон не только представительства разнообразных учреждений в работе секций МО ВБО, но и квалификации докладчиков. На заседаниях выступают ученые —

авторитетные специалисты в отдельных отраслях ботаники — Е. Д. Заклинская, Т. И. Серебрякова, Т. А. Работнов, А. К. Скворцов, и начинающие ученые — молодые специалисты, аспиранты.

Кроме отдельных секционных заседаний, в 1979 г. МО ВБО провело несколько расширенных заседаний, собравших большую аудиторию и ставших по сути конференциями. Так, в феврале секция микологии организовала широкое обсуждение вопросов, связанных с изучением фитопатогенных грибов. Были заслушаны доклады специалистов нескольких научных учреждений Москвы — М. В. Горленко, Ю. Т. Дьякова, М. Н. Талиевой, Г. Д. Успенской и др.

В феврале же секция фитоценологии провела заседание, посвященное памяти А. А. Уранова, с докладом Т. И. Серебряковой, которое привлекло внимание многих ботаников различных специальностей и по существу также было небольшой конференцией.

Около 150 человек приняло участие в четырех заседаниях конференции «Экологическая морфология растений», посвященной памяти И. Г. Серебрякова, организованной и проведенной в ноябре несколькими секциями МО ВБО и ботанической секцией МОИП. Конференция открылась вступительным словом Т. А. Работнова и докладом Н. П. Соколовой «Труды И. Г. Серебрякова и их роль в развитии отечественной ботаники». На заседаниях было заслушано 16 докладов ученых из Москвы, Ленинграда, Тбилиси, Кирова, Смоленска, Львова (некоторые из докладов: Л. М. Шафранова «О метамерности и метамерах у растений», Е. Е. Гогина «О некоторых направлениях эволюции жизненных форм в роде тимьян (*Thymus* L.)», Т. И. Серебрякова «„Архитектурные модели“ и жизненные формы ползучих травянистых растений»).

По-прежнему большой интерес вызывают информационные доклады о поездках в зарубежные страны, об экспедициях и командировках. В 1979 г. было несколько таких сообщений, но особенно следует отметить увлекательный и красочно иллюстрированный рассказ Г. М. Проскуряковой и А. К. Скворцова о поездке в Индию, о ботанических наблюдениях в Западных Гималаях.

Т. М. Софейкова.

Главный ботанический сад АН СССР,
Москва.

Получено 7 V 1980.

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА»

«Ботанический журнал» является печатным органом Всесоюзного ботанического общества и ставит своей основной задачей освещение важнейших теоретических и методологических направлений развития современной ботаники.

Журнал включает следующие разделы: 1. Обзорные статьи, 2. Оригинальные статьи, 3. Сообщения, 4. Новые таксоны. 5. Флористические находки, 6. Охрана растительного мира, 7. Методика ботанических исследований, 8. Юбилеи и даты, 9. Потери науки, 10. Критика и библиография, 11. Хроника, 12. Информация о деятельности ВБО, 13. Письма в редакцию.

В «Ботаническом журнале» печатаются, как правило, статьи членов Всесоюзного ботанического общества. К статье должно быть приложено заявление, в котором необходимо указать адрес, фамилию, имя и отчество автора, его специальность, ученую степень и звание и членство в ВБО.

Редакция «Ботанического журнала» просит авторов при направлении статей в печать руководствоваться изложенными ниже правилами.

1. К печати принимаются только статьи, содержащие не опубликованные ранее новые фактические данные и теоретические выводы.

2. Статьи, являющиеся результатом исследований, проведенных в научно-исследовательских учреждениях или производственных организациях, должны иметь соответствующее направление. Статьи аспирантов и стажеров должны иметь рекомендации их руководителей.

В конце статьи должно быть указано полное название учреждения или лаборатории, в которых выполнена работа.

3. Статьи должны быть технически вполне подготовлены к печати и литературно обработаны, не должны превышать: для обзорных статей — 30 машинописных страниц, напечатанных через два интервала; для оригинальных статей — 20; для сообщений — 15. В этот объем входят литература и рисунки, кроме рисунков на вклейках.

4. В редакцию должны быть представлены два экземпляра рукописи, подписанные автором (первый и второй машинописные экземпляры).

5. Статьи экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: Введение (без заголовка), Материал и методика, Результаты, обсуждение, Выводы.

6. В статье ничего не следует подбивать на машинке черточками или точками; выделения курсива, разрядки и т. п. делаются от руки в карандаше, римские цифры I, II, III и др. подчеркивать сверху и снизу для отличия от арабской «1» и букв «П» и «Ш», обозначения сносок делать цифрами (не звездочками) и ставить их после знаков препинания (принята сквозная нумерация сносок в тексте статьи); в десятичных дробях ставить точки после целых чисел, точку же как знак умножения ставить на среднюю линию; если же цифры даются столбцами, то при повторении их не ставить кавычек, а повторять цифры.

Необходимо в сомнительных случаях отмечать строчные буквы двумя черточками сверху, а прописные — двумя черточками снизу (например: О — прописная буква, о — строчная буква, 0 — нуль) и пояснять на полях все особые значки, а также буквы греческого и других алфавитов.

7. Латинские названия растений и фамилии авторов таксонов должны быть написаны на машинке. Авторы таксонов пишутся один раз при первом упоминании таксона в тексте статьи.

Латинские названия растений должны быть приведены по новейшим источникам (это не касается понимания границ таксонов).

8. В таксономических статьях при названии видов и их синонимов приводить только первоисточники и крайне необходимую для раскрытия темы статьи литературу.

9. Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью и сразу же в скобках приводится общепринятое сокращение названия по первым буквам; при повторных упоминаниях дается сокращенное название учреждений. Пример: «Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН)», повторно: «БИН», «в лабораториях БИНа» и т. п.

10. Фамилии иностранных авторов приводятся только в оригинальном написании.

Ссылки на литературу в тексте даются в такой форме: 1) в случае, когда фамилия автора дана в тексте: «. . . указывал еще В. Л. Комаров (1909)» и 2) в случае, когда фамилия автора не дана в тексте: «. . . как прежде указывалось (Комаров, 1909)» или в случае указания страниц: «(Комаров, 1909 : 8—11)». Для иностранных работ «. . . указывал еще A. Engler (1909)» или «. . . как прежде указывалось (Engler, 1909). Перенумерование работ в списке литературы и ссылки на них в тексте условными номерами не допускаются.

Названия цитируемых работ в тексте или в подстрочных сносках, как правило, не приводятся. При точной цитации литературных источников, даваемой в кавычках, указание цитируемых страниц обязательно.

11. Список литературы печатается на машинке на отдельном листе и дается под заголовком «Литература».

Литература в списке располагается так: 1) сначала приводятся работы отечественных авторов в алфавитном порядке в русском, украинском и других подобных написаниях (кириллицей), затем иностранных авторов в латинском алфавите. Работы отечественных авторов, опубликованные в иностранной печати, приводятся в списке иностранных работ, 2) инициалы автора или авторов ставятся после фамилий, 3) если приводятся несколько работ одного автора, опубликованных в одном и том же году, то в списке литературы и в текстовых ссылках на список рядом с годом надо ставить буквы в алфавитном порядке: (1960а, б) — для отечественных авторов и (1960a, b, c)— для иностранных авторов. При повторном упоминании в тексте одного и того же автора инициалы опускаются (повторно инициалы приводятся только при фамилиях авторов — однофамильцев).

Для журнальных статей последовательно приводятся фамилия автора, инициалы, год (в круглых скобках), заглавие статьи, название журнала, номер тома и выпуска (арабскими цифрами, без слов «том», «выпуск»).

Для книг приводятся фамилия и инициалы автора, год (в скобках), полное название книги, место издания и издательство. Должны быть опущены такие библиографические данные как указание на число страниц, иллюстраций, на стоимость издания. Место издания и издательство указываются для обобщающих сводок («Флор», «Определителей» и т. д.), монографий, сборников и всех других непериодических изданий. Ссылки на статьи коллективных изданий даются так: В кн.: . . . Место издания и издательство не указываются для журналов и регулярно публикуемых трудов.

Диссертационные неопубликованные работы приводятся в списке с указанием места хранения рукописи и обозначением «дис.».

12. Все таблицы должны иметь заголовки и, если их больше одной, порядковую нумерацию, которая ставится над заголовком таблицы. В соответствующих местах текста должны быть сделаны ссылки на каждую таблицу, в скобках слово «таблица» сокращается, например: (табл. 2).

13. Формат всех иллюстраций должен быть таким, чтобы при их воспроизведении не требовалось уменьшения более чем в 3 раза. На оборотной стороне каждой иллюстрации должны быть указаны простым мягким карандашом (без продавливания): а) фамилия автора, б) название статьи, в) порядковый номер рисунка, г) верх и низ.

Фотоснимки (для тоновых клише) представляются в двух экземплярах, они должны быть отпечатаны на гладкой (не сатинированной) бумаге, с накатом.

Нумерация всех рисунков (текстовых и на вклейках) единая и ведется в порядке первого упоминания рисунков в тексте, после упоминания рисунка в тексте пишется сокращенно: рис. 1, рис. 2 (в круглых скобках или в общем контексте), на поле рукописи делается разметка расстановки рисунков (рис. 1, рис. 2 и т. д.).

Все условные обозначения, имеющиеся на рисунке, должны быть объяснены в подписи к рисунку или в тексте, рисунок должен быть по возможности разгружен от надписей. Выделение легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами, и содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку или в тексте; в подписи к рисунку указывается, что дается на оси абсцисс и что на оси ординат.

Подписи к рисункам и картам должны быть напечатаны на машинке на отдельном листе и помещены в конце статьи, вслед за списком литературы.

14. Статьи, публикуемые в разделе «Новые таксоны», должны иметь русские тексты описаний новых таксонов. Публикация новых таксонов (видов и внутривидовых таксонов) будет осуществляться только при присылке типа или изотипа этих таксонов.

15. Авторы оригинальных и обзорных статей должны представлять к печати резюме (на отдельном листе). Желательно текст резюме сопровождать переводом на английский язык.

Все статьи должны иметь аннотацию, которая помещается после заглавия статьи. Размер резюме определяется объемом статьи, но не должен превышать 15 строк на машинке.

16. Все статьи, за исключением хроникальных и рецензий, следует представлять с рефератами. В заголовке реферата должны быть указаны название статьи, инициалы и фамилия автора, название журнала, в котором публикуется данная статья. В конце реферата должно быть приведено число названий в библиографии и указано число рисунков. Размер реферата не должен превышать одной страницы машинописного текста. Реферат нужно представлять в двух экземплярах.

17. Редакция посылает автору одну корректуру, которая должна быть проверена, подписана к печати и срочно выслана обратно в редакцию. Изменения и дополнения в тексте корректуры не допускаются, должны быть исправлены только ошибки и опечатки. Неполучение от автора корректуры или несвоевременное ее получение не приостанавливают печатание статьи.

18. Редакция посылает автору бесплатно 25 оттисков статьи.

19. Недоработанные статьи и статьи, написанные с несоблюдением «Правил», возвращаются автору.

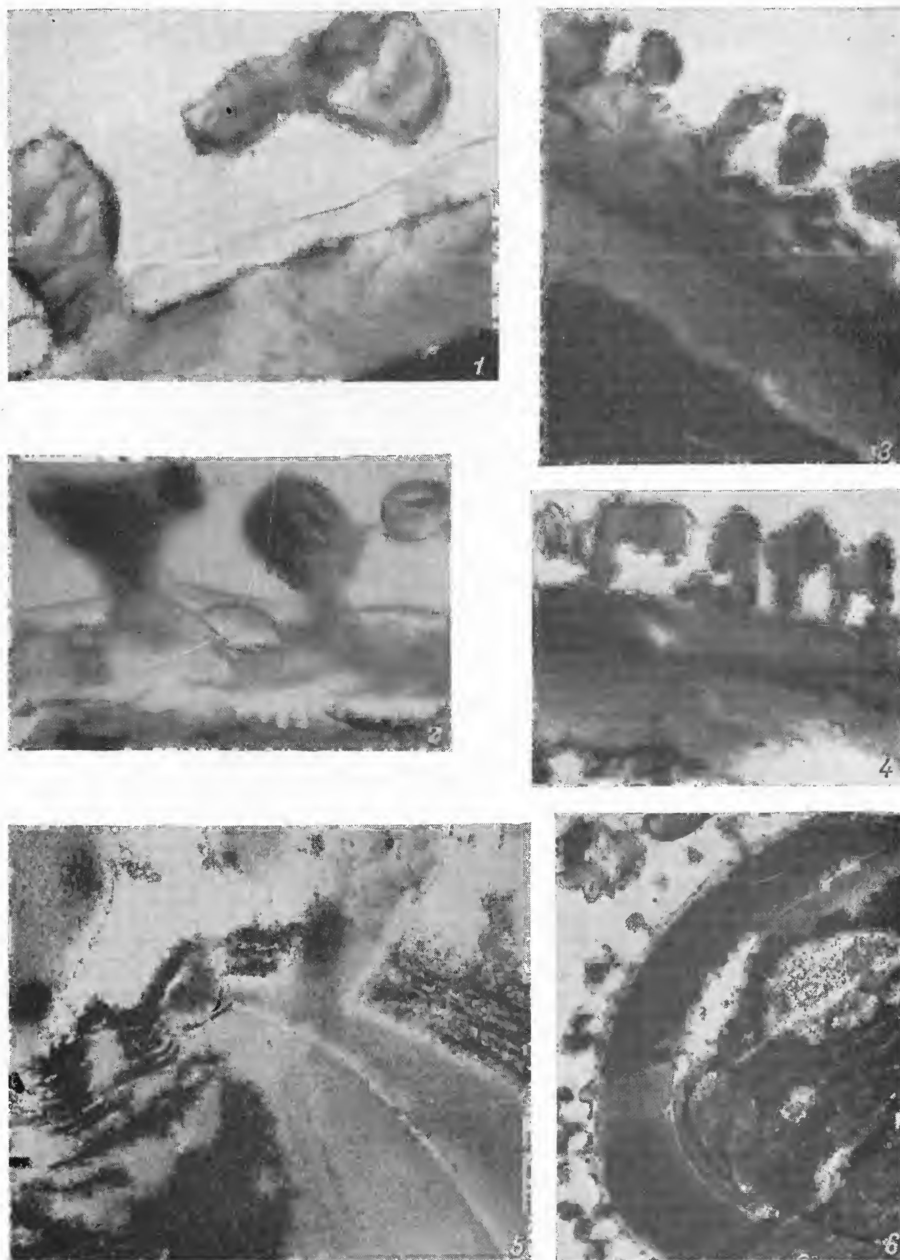


Рис. 2. Срезы пыльцевых зерен сем. *Chloranthaceae* (неацетолизированные) (ТЭМ).

1 — *Hedyosmum brasiliense* Mart. — небольшие полости видны в основании толстого подстилающего слоя, ×24 000; *2* — *H. arborescens* Sw., на поверхности головок колюмелл и между ними видна тонкая надпокровная мембрана, ×2400; *3*, *4* — *Chloranthus inconspicuus* Sw., межнэкзинные полости отсутствуют, ×24 000; *5*, *6* — *Ascarina rubricaulis* Solms: *5* — срез в области борозды, видны ламеллы, образующие дно борозды, и трифина; *6* — тот же вид, между слоями экзины видны полости различной протяженности, ×4000.

1 Зак. 1855

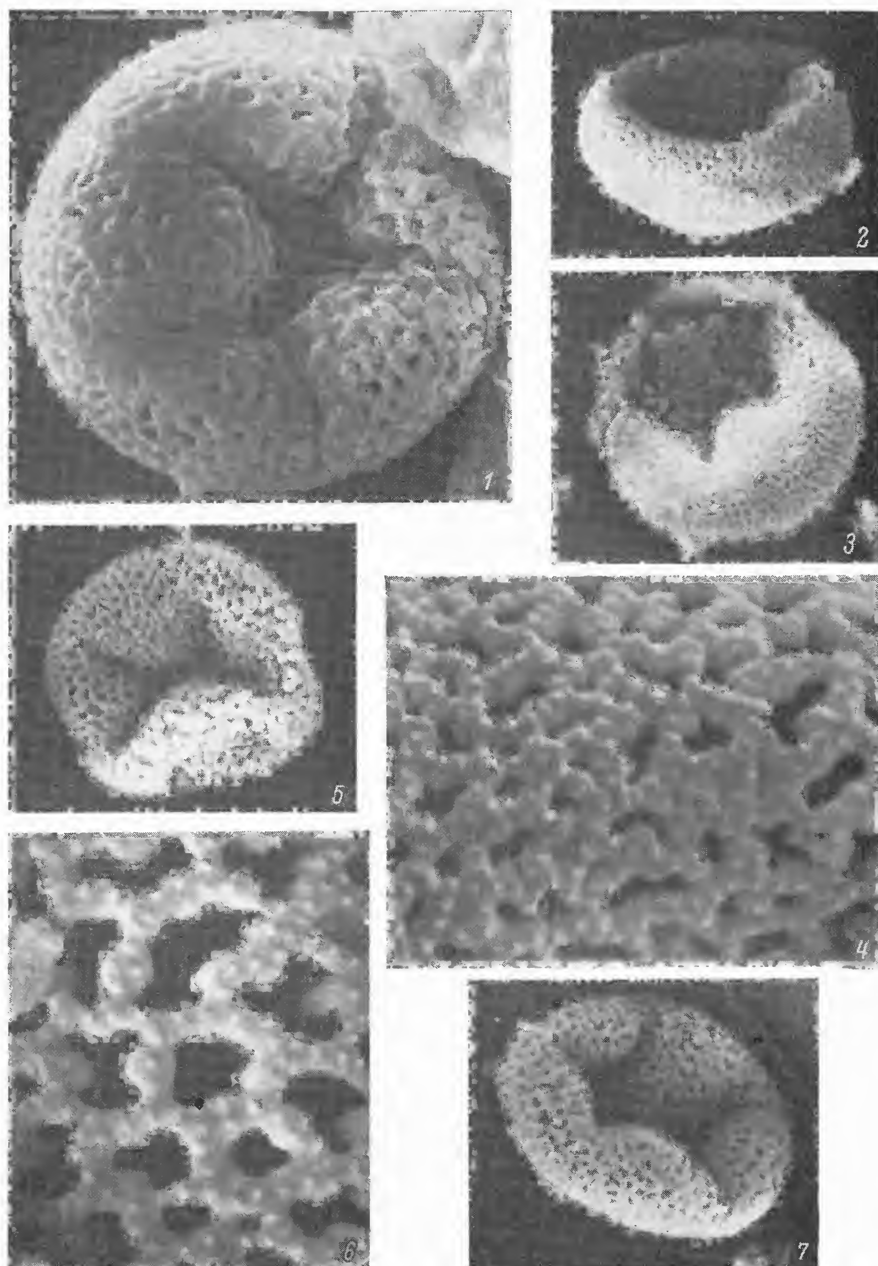


Рис. 3. Пыльцевые зерна сем. *Chloranthaceae* (неацетолизированные) (СЭМ).

1—4 — *Hedyosmum calloso-serratum* Oerst.: *1* — зерно с дистальной стороны с 5-лучевой звездчатой апертурой. ×3000; *2*, *3* — зерна с латеральной стороны, ×1500; *4* — мелкосетчатая скульптура экзины, ×10 000; *5—7* — *H. domingense* Urb., зерна с дистальной стороны с 4- и 5-лучевыми апертурами. ×1500; *6* — сетчатая скульптура экзины, ×10 000.

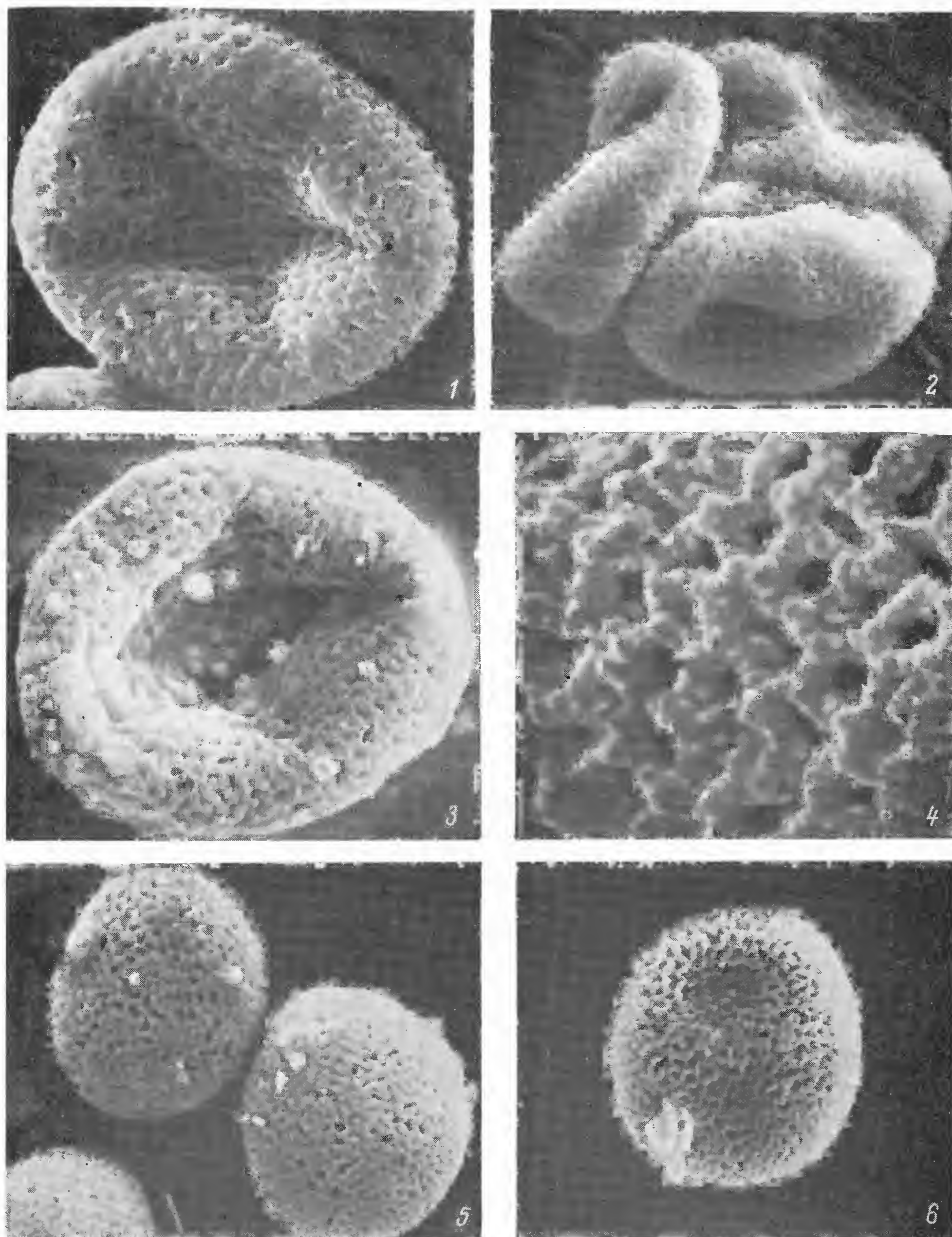


Рис. 4. Пыльцевые зерна сем. *Chloranthaceae* (неацетолизированные) (СЭМ).

1—5 — *Hedyosmum brasiliense* Mart.: *1*, *3* — зерна с дистальной стороны, в центре видна астероидная (звездчатая) апертура, лучи не доходят до экватора, ×3000; *2* — тетраэдрическая тетрада, ×2000; *4* — мелкосетчатая скульптура экзины, ×10 000; *5* — безапертурные зерна, ×1500; *6* — *H. racemosum* D. Don с небольшой апертурой, ×1500.

К стр. 8

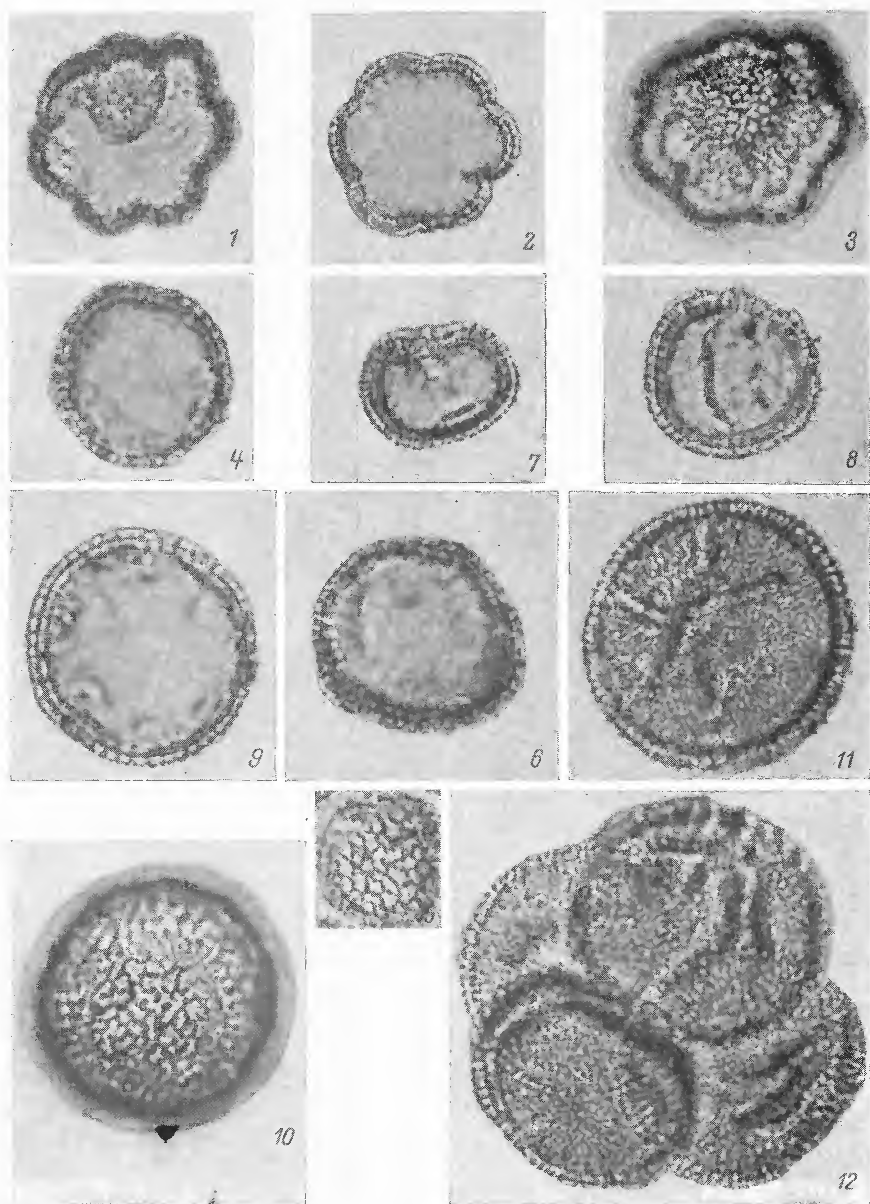


Рис. 6. Пыльцевые зерна сем. *Chloranthaceae* (ацетолизированные), ×100 (СМ).

1—3 — *Chloranthus japonicus* Sieb.; *4, 5* — *C. officinalis* Blume; *6* — *C. brachystachys* Blume; *7, 8* — *Ascarina rubricaulis* Solms; *9, 10* — *Sarcandra glabra* (Thunb.) Nakai; *11, 12* — *Hedyosmum arborescens* Sw.

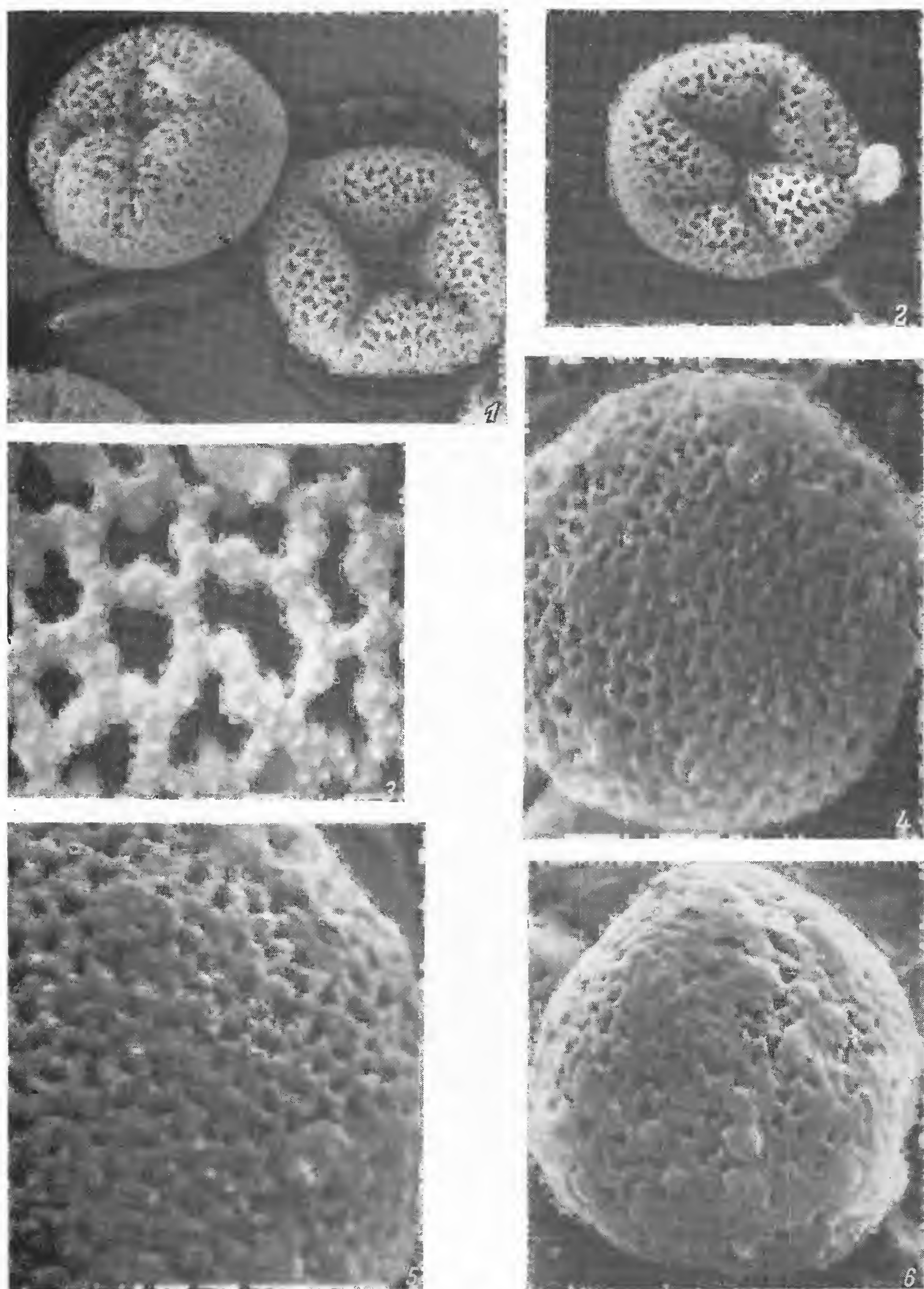


Рис. 7. Пыльцевые зерна сем. *Chloranthaceae* (неацетолизированные) (СЭМ).

1—3 — *Hedyosmum racemosum* D. Don: *1*, *2* — зерна с дистальной стороны, 4, 5-лучевая, астероидная (звездчатая) апертура, ×1500; *3* — сетчатая скульптура экзины, на поверхности стенок видны одно- и двурядные заостренные шипики, ячеи сетки крупные, различного очертания, ×10 000; *4—6* — *Ascarina rubricaulis* Solms: *4*, *6* — проксимальная сторона зерна с мелкосетчатой скульптурой, ×3000; *5* — часть поверхности зерна, на стенках сетки видны однорядные сглаженные бугорки, ×5000. На поверхности всех зерен имеются значительные наплывы трифины.

К стр. 10

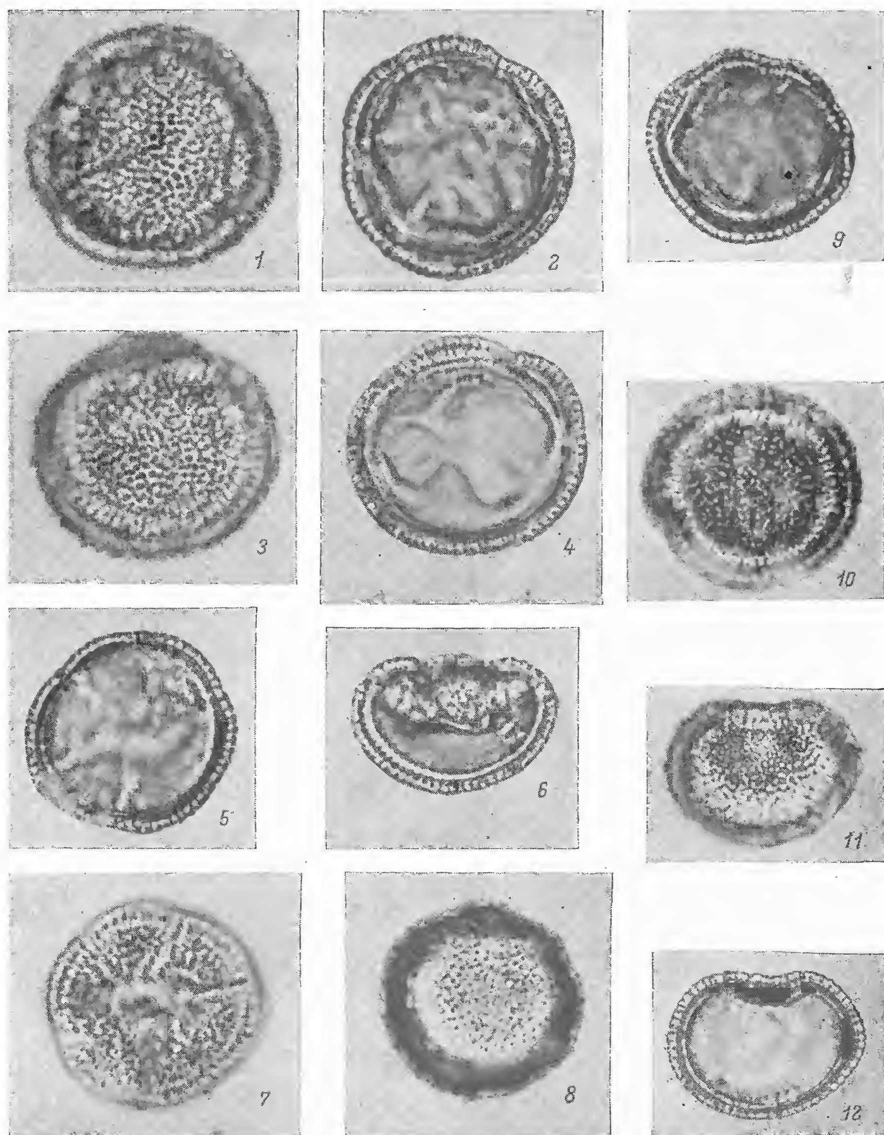


Рис. 8. Пыльцевые зерна сем. *Chloranthaceae* (ацетолизированные) ×1000 (СМ).

1, 2 — *Hedyosmum racemosum* D. Don; *3, 4* — *H. domingense* Urb.; *5—7* — *H. brasiliense* Mart.; *8, 9* — *H. calloso-serratum* Oerst.; *10—12* — *Ascarinopsis coursii* Humb. et Cap.

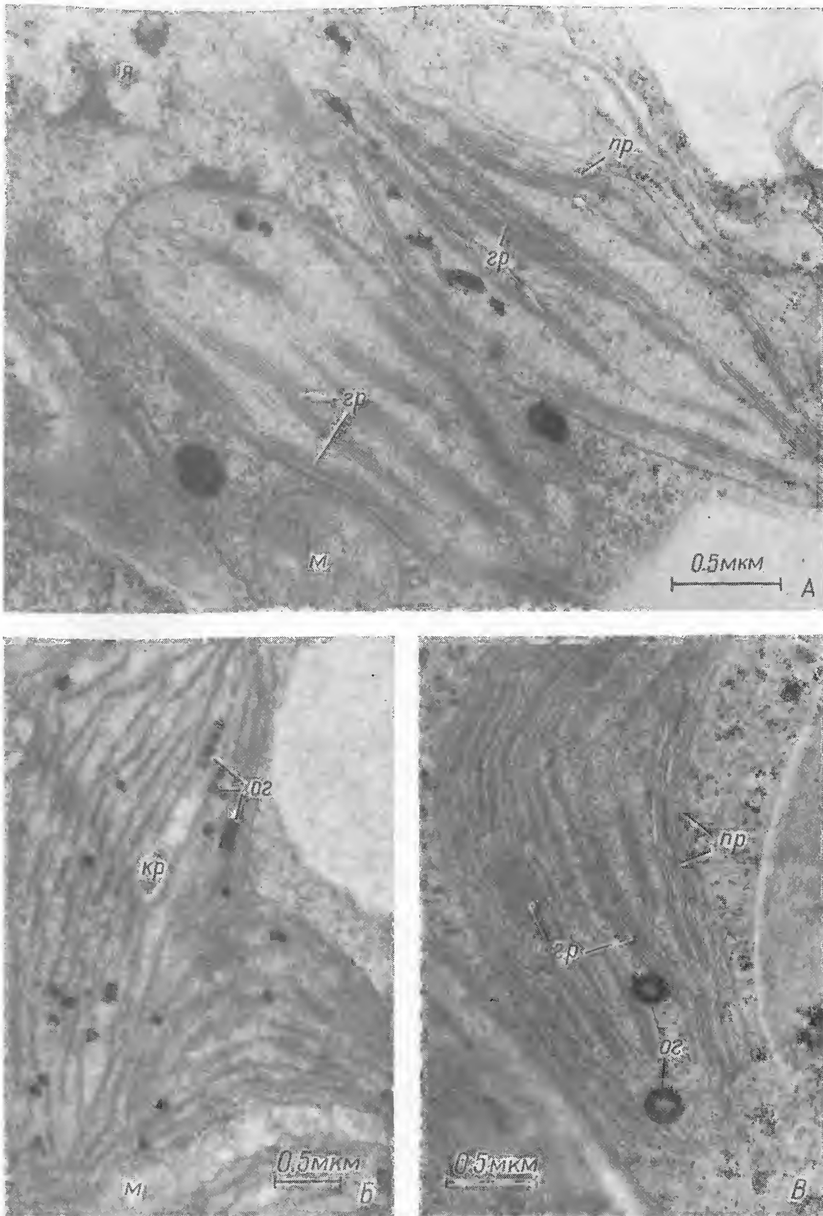


Рис. 1. Хлоропласты в клетках палисадной паренхимы белого саксаула.

А — хлоропласт из молодой клетки, *Б* — раздвоенный хлоропласт в молодой клетке, *В* — зрелый хлоропласт. *гр* — грана хлоропласта, *кр* — крахмал, *м* — митохондрия, *ог* — осмиофильная глобула, *пр* — периферический ретикулум, *я* — ядро.

К-стр. 100

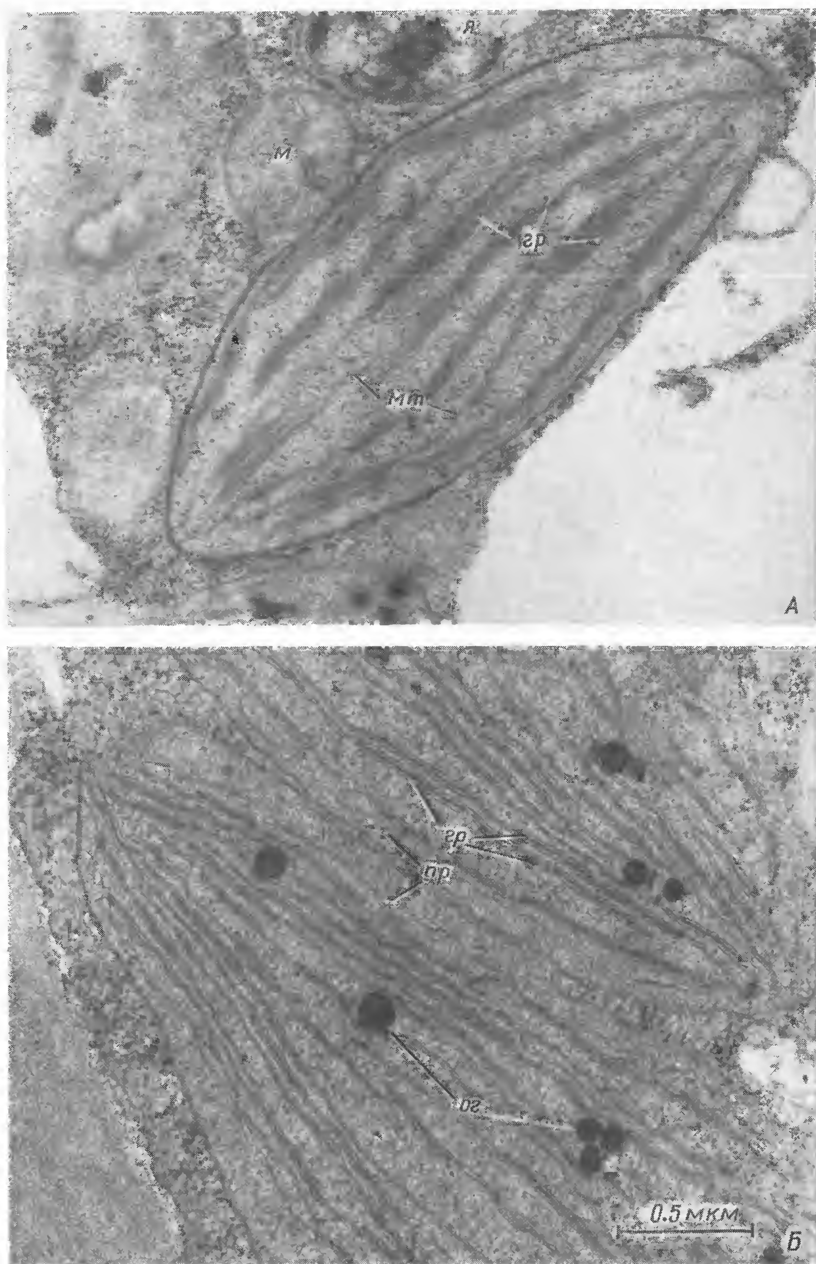


Рис. 2. Хлоропласты в клетках обкладки белого саксаула.

А — хлоропласт из молодой клетки, *Б* — зрелый хлоропласт. *мт* — межгранный тилакоид; остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Vol. 66 *No. 1*

January, 1981

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BL THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE USSR

CONTENTS

1 р. 50 к.

Индекс 70056

СОДЕРЖАНИЕ